

Etudes sur les *Podostemopsida*.

12. Biogéographie évolutive de *Tristicha trifaria* (Bory ex Willd.) Sprengel

G. CUSSET & C. CUSSET

Résumé : Etude des caractéristiques bionomiques de *Tristicha trifaria*. Mise en évidence de l'existence simultanée d'une évolution géographique ancienne, d'une évolution péripatrique, d'une évolution quantique et d'une introgression. Remarques méthodologiques.

Summary : The life-history of *Tristicha trifaria* is studied. Its quantitative characteristics reveal the occurrence of geographic variation, peripatric evolution, quantum evolution and introgression inside one taxonomic species. Some methodological comments are brought up.

Gérard Cusset, Laboratoire de Phytologie Quantitative, Université P. et M. Curie, 7, quai St Bernard, 75005 Paris, France.

Colette Cusset, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

Le genre *Tristicha* (*Tristichaceae*, *Podostemopsida*) regroupe des plantes de faible taille, de l'ordre de quelques centimètres, étroitement inféodées aux cascades et aux rapides des cours d'eau tropicaux et sub-tropicaux. Dans des articles précédents (CUSSET & CUSSET, 1988a, b, c) nous avons examiné la systématique, la morphologie et l'anatomie, la répartition géographique et ses causes, actuelles et liées aux faits géologiques passés, de cette famille. Nous nous intéressons ici à la biogéographie évolutive de *Tristicha trifaria* (Bory ex Willd.) Sprengel qui comprend, du point de vue taxonomique, 3 sous-espèces : subsp. *trifaria*, subsp. *tlatlayana* (Matuda) C. & G. Cusset, et subsp. *pulchella* (Wedd.) C. & G. Cusset.

1. CARACTÉRISTIQUES BIONOMIQUES

Cette espèce est composée de populations de très nombreux individus entre-mêlés, immergés aux périodes de hautes eaux. Quand le courant baisse, la floraison est extrêmement rapide et l'anthèse suit de 2 à 3 jours l'émersion du bouton floral. La fructification, elle aussi, est très rapide, et environ une semaine après l'émersion les capsules, ouvertes et desséchées, ont disséminé leurs graines. A l'intérieur d'une population, il y a évidemment un certain échelonnement temporel de ces processus, les individus topographiquement les plus hauts précédant les individus plus basaux. La durée du stade reproducteur d'une population dépend donc de la vitesse de la décrue, en général plus grande pour les petits cours d'eau que pour les

grands fleuves. De plus, il existe souvent des individus marginaux qui ne sont jamais totalement immergés et se contentent d'une pluie régulière d'« embruns » au pied des cascades importantes ; ils fleurissent rarement. Ceux qui restent constamment immergés à cause de leur position trop profonde dans le lit du cours d'eau sont pratiquement toujours stériles.

Les graines ont un test mucilagineux et gluant quand il est pleinement hydraté. Il faut y voir un caractère favorisant leur adhésion aux rochers sur lesquels poussent les *Tristichacées* (on n'en rencontre jamais sur terrain meuble). Leur germination est rapide et on peut observer quelques heures après le retour des eaux, à la fin de la saison sèche, des plantules en abondance, collées aux rochers ou même à la plante mère. Il y a cependant un stade critique très marqué, celui du commencement de développement des bras protocormiaux (CUSSET & CUSSET, 1988b) d'où proviennent exclusivement les plantes adultes. On ne rencontre que très exceptionnellement, sur le terrain, des plantules à jeunes bras protocormiaux. Deux facteurs semblent expliquer cette carence. Il faut une à deux semaines pour que ces bras se forment. A ce moment le débit du cours d'eau est redevenu important et son cours rapide ; le mucilage du test ne suffit plus à ancrer la plantule aux rochers. C'est d'ailleurs le moment où le cotylédon « fixateur », que l'on peut difficilement qualifier de suçoir car la graine n'a ni albumen ni endosperme, se dégage des téguments séminaux qui ne le retiennent plus. Ces plantules, totalement arhizes, n'ont plus de moyen de fixation et sont entraînées dans les chutes ou les rapides où elles sont dilacérées, ou déposées dans des anses à fond sableux ou vaseux où elles ne survivent pas. D'autre part, il se pourrait que la physiologie de la plante se modifie lors de l'apparition des bras protocormiaux. Dans des conditions de culture constantes, il est facile d'obtenir de nombreuses plantules du premier stade, mais toutes disparaissent avant l'apparition de ces bras (SCHNELL & CUSSET, 1963). La reproduction par graine semble très limitée, mais non nulle.

Par contre, la reproduction végétative est importante. Tout fragment de bras protocormial est capable de bourgeonner de nouvelles plantes adultes. C'est le moyen essentiel (peut-être unique) de survie des populations habitant de petits cours d'eau à sec pendant 3 à 4 mois, comme nous l'avons constaté au Bénin. Ce protocorme est totalement desséché, fragmenté jusqu'à paraître pulvérulent, mais il reste capable d'une véritable reviviscence quand l'eau revient et donne alors des pousses normales. Ces bras protocormiaux sont fixés aux rochers par des haptères (CUSSET & CUSSET, 1988b) qui restent parfaitement fonctionnelles en phase émergée et les jeunes pousses provenant de la reproduction végétative sont correctement ancrées au substrat. Cette caractéristique, localement favorable, est très défavorable pour leur dissémination à distance. Une pousse issue d'un fragment pourvu d'haptères ne peut se déplacer ; une pousse provenant d'un fragment sans haptère est entraînée par le courant et ne possède aucun moyen de s'ancrer en aval dans un autre rapide. La multiplication végétative, très fréquente, nous semble surtout limitée à l'intérieur d'une population donnée et permettre le passage de la mauvaise saison, sèche, en la rendant pratiquement immortelle.

Quelles sont les relations entre populations ? Remarquons tout d'abord que leur stricte inféodation aux chutes et aux rapides impose une distribution discontinue, mais à des degrés différents :

— Le long d'un même cours d'eau il existe une certaine connectivité (MERRIAM, 1984), à orientation préférentielle d'amont en aval. Les plantules issues de reproduction sexuée sont entraînées par le courant, et, de temps en temps, peuvent s'installer en aval, éventuellement au

sein d'une population déjà existante. Le pollen de *Tristicha trifaria* est de petite taille, sans ornementation en relief importante, ni gluant ni visqueux, et possède une sexine nette, ce qui n'est habituellement pas le cas de ceux qui sont transportés par eau. Il est aisé de constater, quand on marche sur une population à l'anthèse, que de petits nuages de pollen sont soulevés, mais ils retombent rapidement et les grains polliniques ne s'attachent pas aux vêtements. On peut aussi constater qu'ils sont aptes à flotter une heure ou deux en eau calme avant de s'y enfoncer. Il semble que l'on puisse retenir de ces observations, en Côte d'Ivoire, que le vent ou le passage d'un animal est relativement efficace pour une certaine amphimixie intra-populationnelle. Il est plus douteux, mais non exclu, qu'accidentellement de petits animaux (passeraux...) puissent transporter des grains polliniques d'une population à une population voisine, le long d'un même cours d'eau et alors sans orientation préférentielle, ou que, sur de courtes distances et vers l'aval exclusivement, des grains de pollen puissent flotter d'une population à une autre.

— A l'intérieur d'un même bassin hydrographique, une dissémination d'amont en aval peut certainement se produire. On voit mal comment expliquer autrement l'existence d'une population (aujourd'hui disparue) dans le Nil, à Assouan, identique à celle du Sue Jur aux limites du Bahr el Ghazal. Le passage d'un affluent à un autre, qui implique soit une dispersion vers l'amont, soit le passage au-dessus d'une barrière terrestre, est plus hypothétique. On remarquera (carte 7 de CUSSET & CUSSET, 1988c) que *Tristicha trifaria* existe dans les biefs amont de certains affluents du Fleuve Congo (Kadei, Kotto, Uele, Aruwimi, Luvua, Lomani), et pas dans d'autres, voisins et où les conditions écologiques sont apparemment les mêmes (Wara, Bomu, Lowa, Lubilash, Lulua, Kasai, Loange, Rwango). On ne peut mettre en cause exclusivement le manque de récoltes. Il y a certainement dans ce cas une possibilité de passage, mais de façon assez exceptionnelle pour qu'elle ne se soit pas réalisée dans tous les exemples précédents.

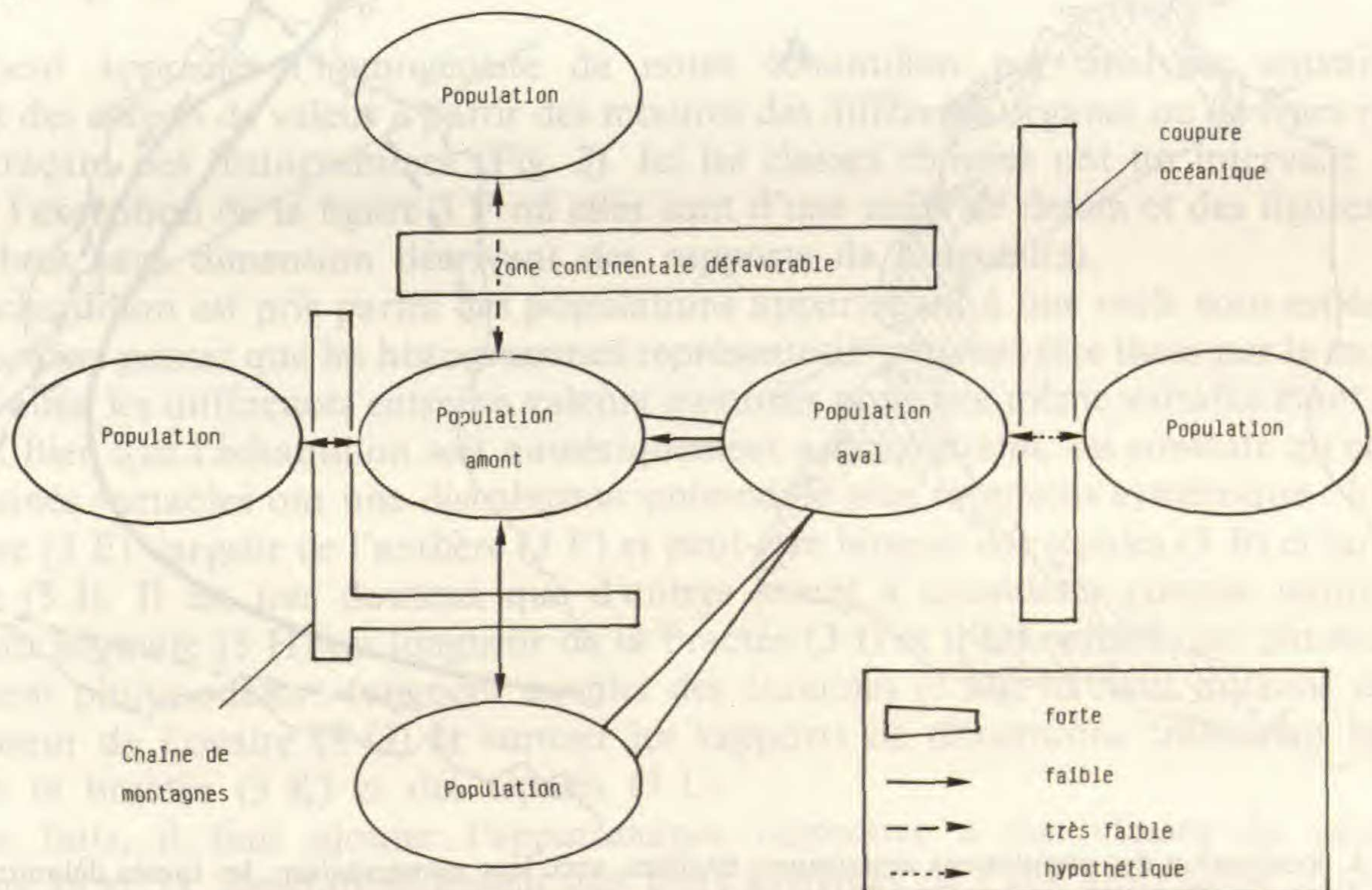


Fig. 1. — Possibilités d'échanges de gènes entre populations. Explications dans le texte.

— Une solution de continuité peut être due à l'intolérance de *Tristicha* aux ions alcalins, à la nécessité d'un relief à fortes dénivellations et d'un run off suffisant (CUSSET & CUSSET, 1988c). C'est ainsi que le Bassin de l'Amazone, trop plat, et la zone trop sèche du Bassin du Rio San Francisco, n'hébergent aucun *Tristicha*. Ce sont des surfaces importantes, laissant les populations les plus voisines séparées par des distances dépassant mille kilomètres. On ne peut envisager que de faibles échanges actuels de gènes entre de telles populations, et le problème de leur existence (implantation de diaspores) se pose avec acuité. Dans le cas de l'Amérique du Sud, il semble que l'on soit obligé de faire appel à des transports à grande distance. On ne manquera pas de remarquer que la voie principale de migration des oiseaux long-courriers, au-dessus de ce continent (CURRY-LINDHAL, 1980) correspond bien à la distribution des *Tristicha*. C'est particulièrement vrai pour certaines espèces limicoles (Fig. 2, B). Les trajets migratoires annuels d'un gravelot et d'une sarcelle suffiraient à rendre compte de la dissémination de ce genre, d'autant plus qu'il s'agit d'oiseaux granivores (FISCHER, 1979).

Ce qui précède nous montre que *Tristicha trifaria* est distribué selon un système discret de populations reliées par un réseau de voies possibles pour des échanges génétiques, ces voies étant d'importance inégale, parfois exceptionnelles, et souvent orientées (Fig. 1). Ce sont les caractéristiques bionomiques particulières de ces plantes qui permettent ces conclusions.

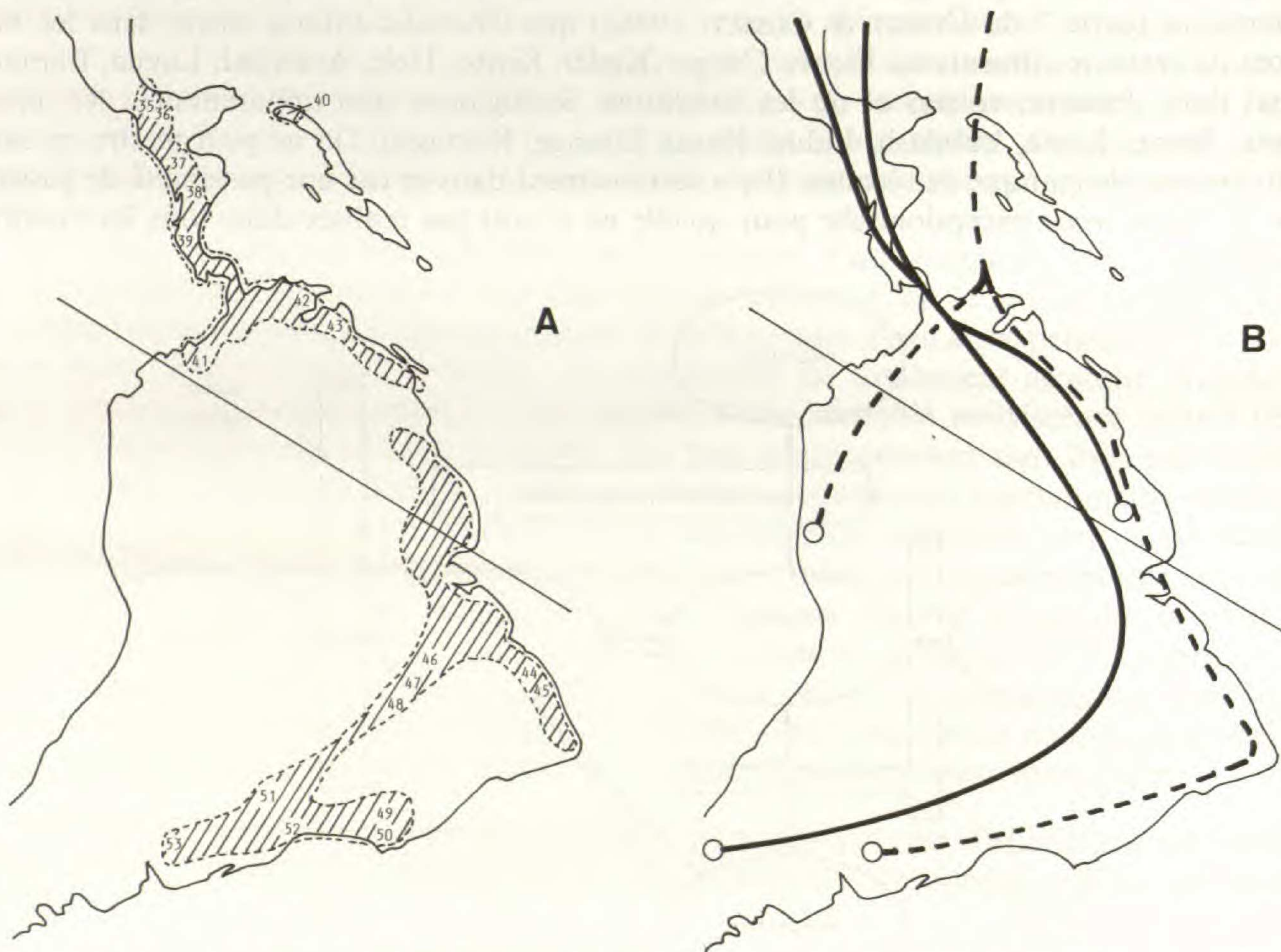


Fig. 2. — A, localisation des populations américaines étudiées, avec leur numérotation, les tiretés délimitent l'aire du genre *Tristicha*; B, trajets migratoires d'*Anas discors* L. (sarcelle soucrourou) en trait plein, et de *Charadrius semipalmatus* Bon. (gravelot semi-palmé) en tiretés. Les cercles indiquent les aires d'hivernage.

2. PREMIÈRE MÉTHODE D'ÉTUDE

Considérons tout d'abord les populations américaines de *Tristicha trifaria* (CUSSET & CUSSET, 1988a, carte 1). A l'exception de la population 35 (nous conservons la numérotation établie dans cet article) qui relève de la sous-espèce *tlatlayana*, elles appartiennent à la sous-espèce *trifaria*. Cette dernière est suffisamment variable pour qu'on ait typifié par la population 36 un genre monospécifique *Potamobryon concinnum* Liebmman (1849), rapporté par JOHNSON (1949) au genre *Tristicha* comme *T. concinna*, et par la population 53 un autre genre monospécifique *Heterotristicha schroederi* Tobler (1953), ramené dans *Tristicha* par son auteur même (*in* VAN ROYEN, 1953) mais sans création de binome spécifique.

La faible taille de ces plantes et la nécessité d'avoir des mesures quantitatives imposent une étude sur du matériel d'herbier, à partir de dessins à la chambre claire montée sur loupe à optique périplanatique à un grossissement linéaire de 21 fois. Les mesures sont ensuite transcrites en dixièmes de millimètres, unité pertinente pour des fleurs qui n'atteignent pas 3 mm. Des précautions sont nécessaires dans l'échantillonnage de chaque population ; elles ont été exposées dans CUSSET & CUSSET (1988a). Indiquons simplement que les valeurs prises en compte ici sont les valeurs moyennes, ramenées au dixième de millimètre le plus proche, de 15 mesures. La variabilité intrapopulationnelle qui exige dans ce cas une étude par transect en microcatenas sera exposée par ailleurs. Les critères retenus sont ceux numérotés 2 à 4 et 6 à 14 du tableau 2 de CUSSET & CUSSET (1988a).

a) Analyse univariée.

On peut apprécier l'homogénéité de notre échantillon par analyses univariées en définissant des classes de valeur à partir des mesures des différents organes ou de leurs rapports et en en traçant des histogrammes (Fig. 3). Ici les classes choisies ont un intervalle égal de 0,1 mm, à l'exception de la figure 3 F où elles sont d'une unité de dessin et des figures 3 K et 3 L (nombres sans dimension décrivant des rapports de longueurs).

Cet échantillon est pris parmi des populations appartenant à une seule sous-espèce et on pourrait *a priori* penser que les histogrammes représentatifs peuvent être lissés par le modèle de Laplace-Gauss, les différences entre les valeurs mesurées pour une même variable étant d'ordre individuel. Bien que l'échantillon soit numériquement assez restreint, on constate qu'effectivement certaines variables ont une distribution unimodale plus ou moins symétrique : longueur de l'anthère (3 E), largeur de l'anthère (3 F) et peut-être largeur des tépales (3 B) et largeur de la bractée (3 J). Il est très douteux que d'autres soient à considérer comme unimodales : longueur du stigmate (3 H) ou longueur de la bractée (3 I) et il est certain que plusieurs sont distinctement plurimodales : longueur du filet des étamines (3 D), hauteur du tube tépalaire (3 C), hauteur de l'ovaire (3 G) et surtout les rapports de dimensions traduisant la forme globale de la bractée (3 K) et des tépales (3 L).

A ces faits, il faut ajouter l'appartenance respective à des classes de valeur des populations 36 et 53, géographiquement aux deux extrêmes de l'aire américaine, et autrefois considérées comme typifiant des genres différents. On voit (Fig. 3) que cette appartenance a

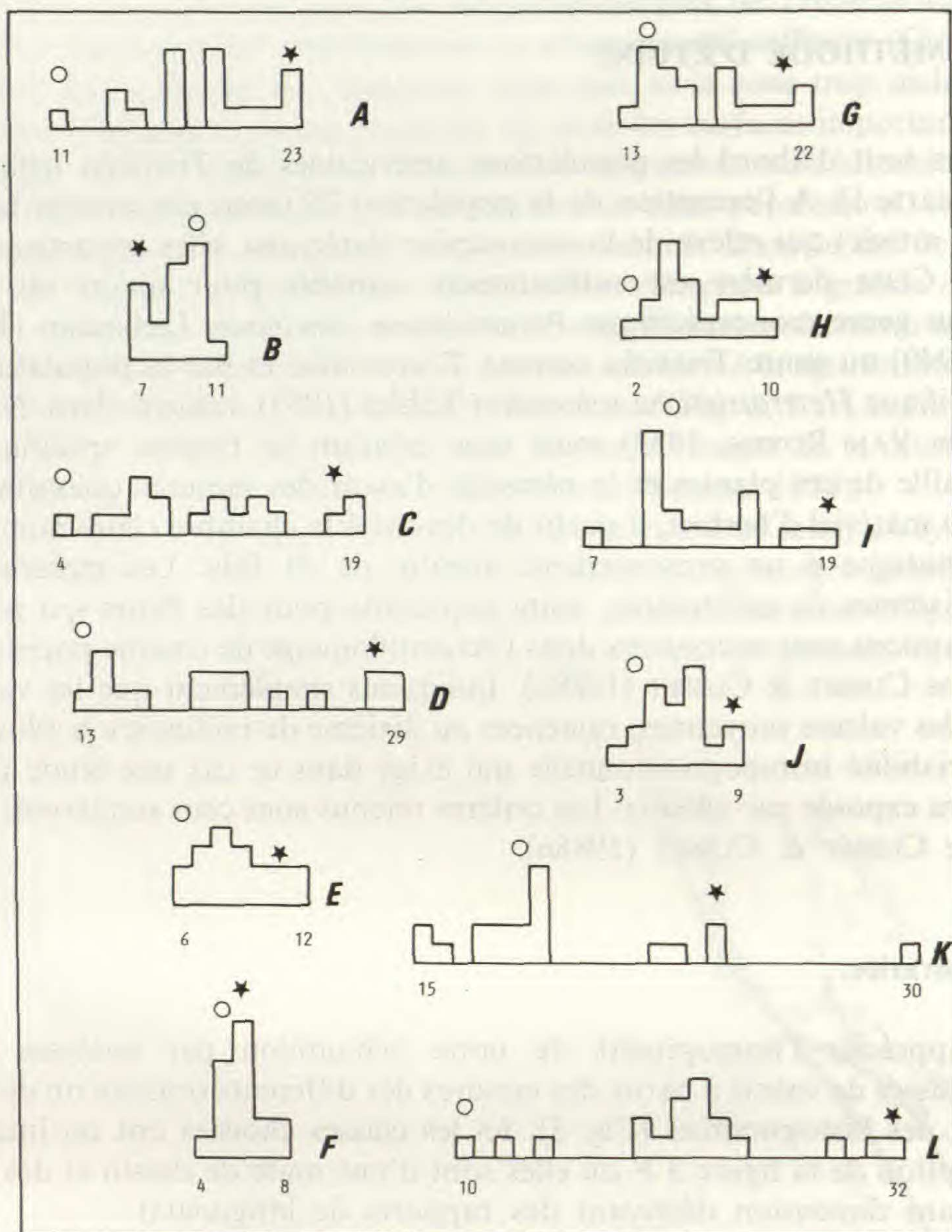


Fig. 3. — Analyse univariée de quelques caractères : A, longueur des tépales; B, largeur maximale des tépales; C, hauteur du tube tépalaire; D, longueur du filet des étamines; E, longueur des anthères; F, largeur maximale des anthères; G, hauteur de l'ovaire; H, longueur des stigmates; I, longueur de la bractée; J, largeur maximale de la bractée; K, rapport longueur/largeur maximale de la bractée; L, rapport longueur/largeur maximale des tépales. L'étoile désigne la population 36 et le cercle la population 53.

des modalités variables : pour la largeur de l'anthère ces deux populations appartiennent aux classes centrales les plus fortes en effectif alors que pour le rapport des dimensions des tépales elles sont aux deux extrémités d'un ensemble plurimodal.

Les conclusions dépendent à l'évidence du choix des exemples retenus :

— en présentant comme caractéristiques les dimensions de l'anthère, la largeur des tépales et de la bractée, exemples provenant des divers verticilles floraux, il est « évident » que cet échantillon est relativement homogène et appartient au seul *Tristicha trifaria*;

— en choisissant comme critères la hauteur du tube tépalaire, la longueur du filet des étamines, la hauteur de l'ovaire et les rapports de dimension des tépales et de la bractée, il est « évident » que cet échantillon est nettement hétérogène et que l'hypothèse d'une continuité phénotypique entre les genres *Potamobryon* et *Heterotristicha* est vérifiée, la forme intermédiaire correspondant au genre *Tristicha* sensu stricto.

Dans de telles approches, les tests statistiques d'ajustement ou de non-ajustement à une distribution gaussienne théorique n'auraient bien entendu aucune autre valeur que de sembler confirmer de façon objective une opinion préconçue, en réalité des plus subjectives.

b) Analyse bivariée.

Prenons en compte maintenant, de façon simultanée, deux critères, chacun relatif à un organe différent et non plus traduisant la forme globale d'un seul organe comme les figures 3 K et 3 L. Dans ce cas, on admet très généralement qu'une bonne corrélation entre les variables choisies traduit une bonne homogénéité de l'échantillon : « le nuage de point est elliptique (modèle bigaussien,... le degré de liaison est fourni par la forme du nuage : plus le nuage est globosoïde, plus les variables sont indépendantes, plus le nuage est étiré, plus les variables sont liées ou « corrélées »... ce qui est général pour une population homogène » peut-on lire dans un *Abrégé* récent pour étudiants (DEVILLERS & MAHÉ, 1980). Il est à craindre que ces vues simplifiées et l'adoption de la réciproque ne soient parfois celles de chercheurs.

Qu'apporte cette méthodologie dans l'étude de notre échantillon? Le report de la longueur de l'anthère en fonction de celle du stigmate, relation entre pièces mâle et femelle, montre (Fig. 4) deux faits :

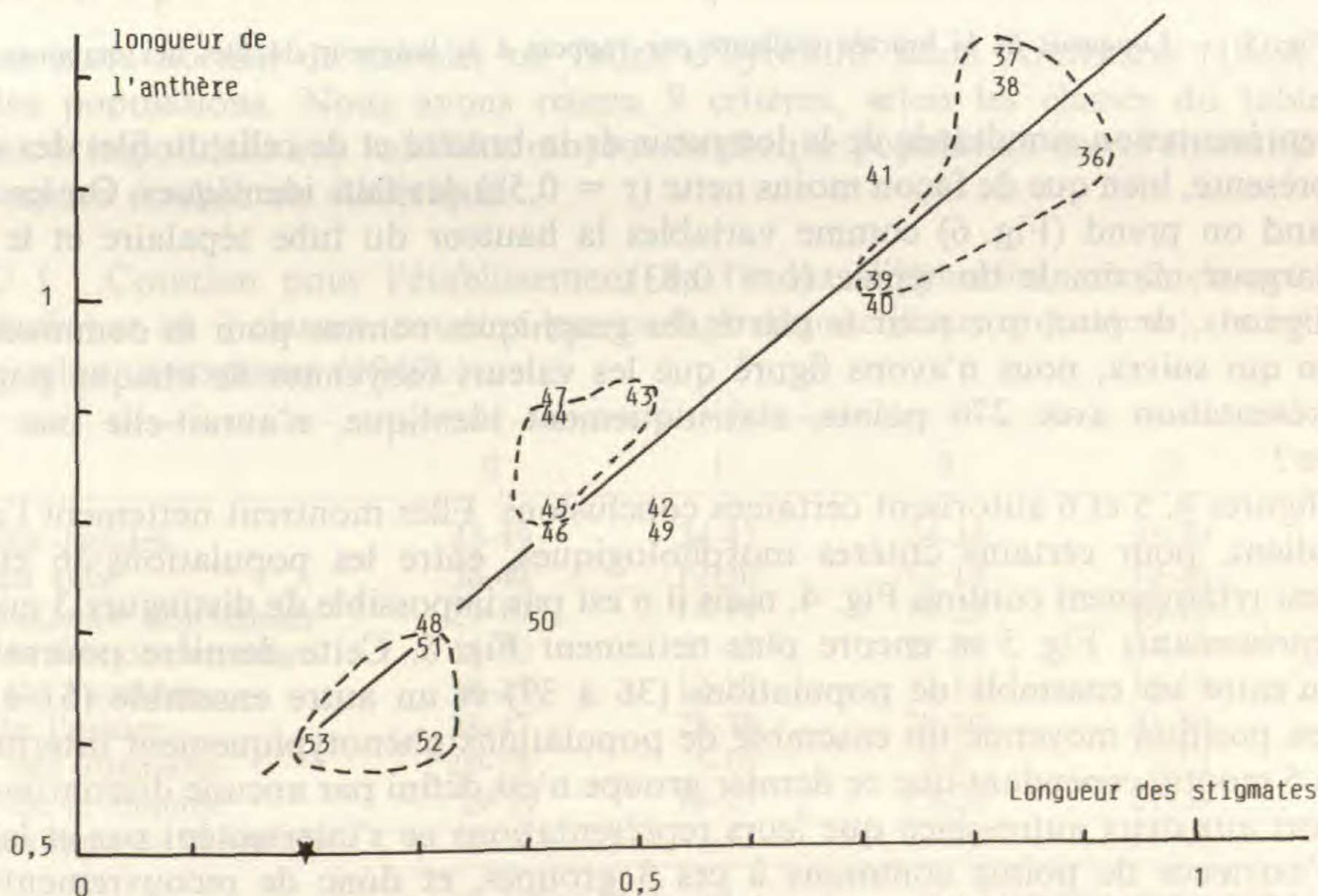


Fig. 4. — Longueur des anthères par rapport à la longueur des stigmates. L'étoile représente la subsp. *tlatlayana*.

- le nuage de points représentatifs est convenablement allongé et le calcul donne un coefficient de corrélation linéaire de 0,94;
- les populations 36 et 53 marquent les extrémités du grand axe de ce nuage.

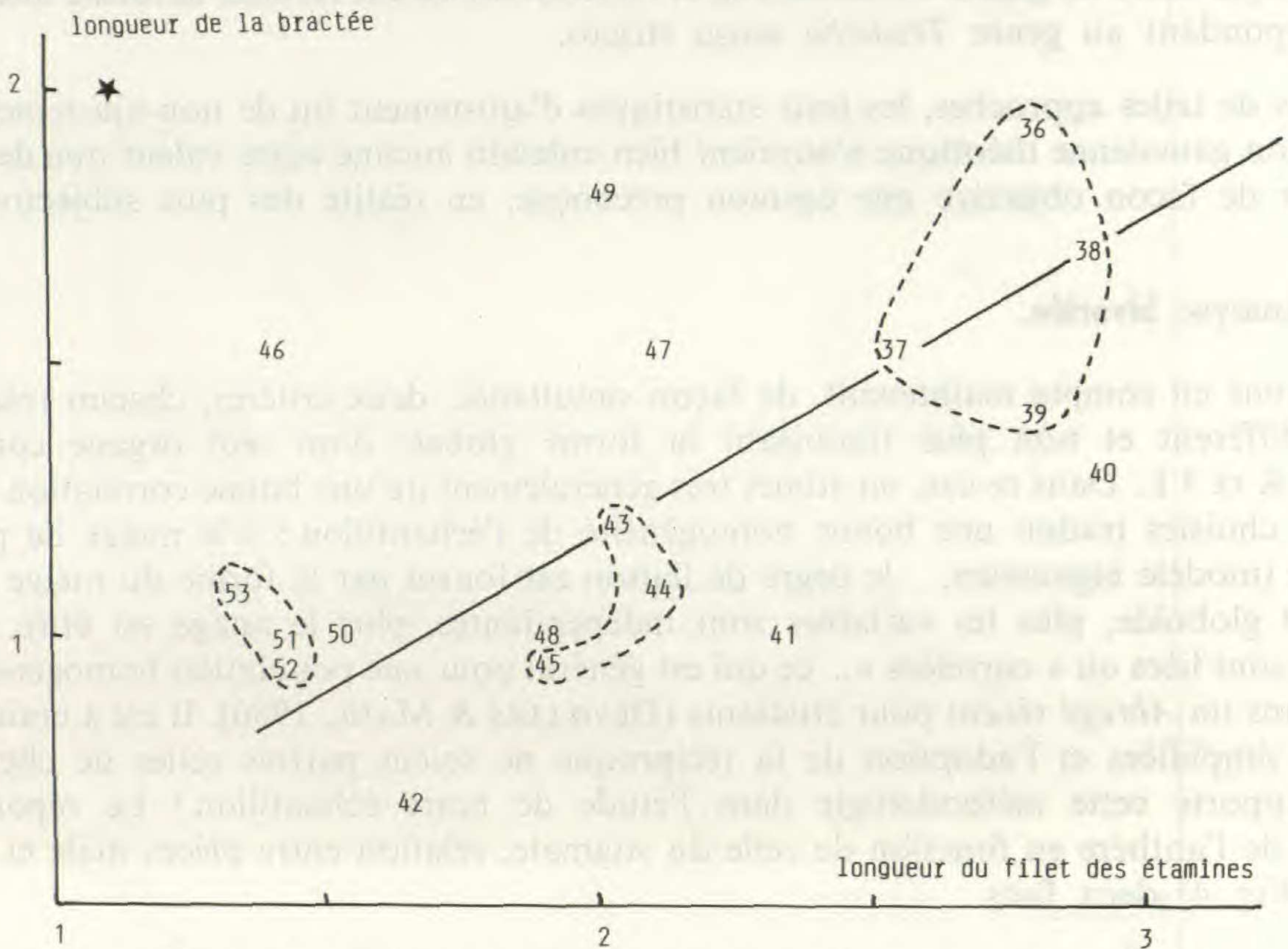


Fig. 5. — Longueur de la bractée axillante par rapport à la longueur du filet des étamines.

La représentation simultanée de la longueur de la bractée et de celle du filet des étamines (Fig. 5) présente, bien que de façon moins nette ($r = 0,58$) des faits identiques. On les retrouve aussi quand on prend (Fig. 6) comme variables la hauteur du tube sépalaire et le rapport hauteur/largeur maximale du tépale ($r = 0,83$).

Soulignons, de plus, que pour la clarté des graphiques comme pour la commodité de la discussion qui suivra, nous n'avons figuré que les valeurs moyennes de chaque population. Une représentation avec 270 points, statistiquement identique, n'aurait-elle pas été plus persuasive?

Les figures 4, 5 et 6 autorisent certaines conclusions. Elles montrent nettement l'existence d'un gradient, pour certains critères morphologiques, entre les populations 36 et 53. Ce gradient est relativement continu Fig. 4, mais il n'est pas impossible de distinguer 3 groupes de points représentatifs Fig. 5 et encore plus nettement Fig. 6. Cette dernière pourrait laisser penser qu'entre un ensemble de populations (36 à 39) et un autre ensemble (51 à 53), on observe en position moyenne un ensemble de populations phénotypiquement intermédiaires. La figure 5 montre cependant que ce dernier groupe n'est défini par aucune discontinuité nette par rapport aux deux autres bien que leurs représentations ne s'intersectent pas et la figure 4 montre l'existence de points communs à ces 3 groupes, et donc de recouvrements si l'on indiquait les 270 points représentatifs.

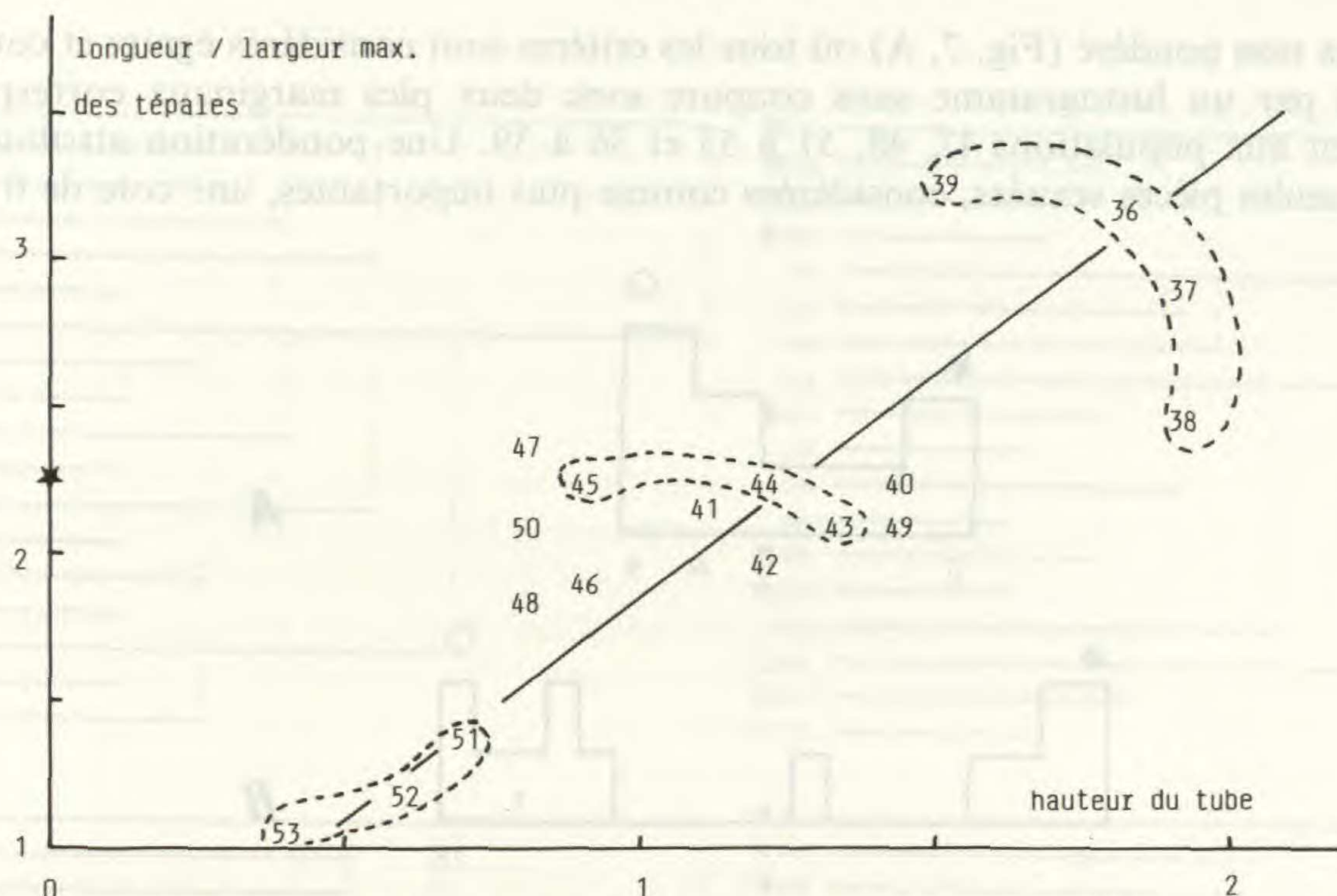


Fig. 6. — Rapport longueur/largeur maximale des tépales par rapport à la hauteur du tube tépalaire.

L'idée qui se dégage de ces 3 figures est celle d'une possible continuité entre deux éléments caractérisés par les populations 36 et 53.

c) Analyse multivariée.

Il est alors normal de calculer un Index d'hybridité selon ANDERSON (1949) pour ces différentes populations. Nous avons retenu 9 critères, selon les classes du tableau 1, les individus correspondant aux individus moyens de chaque population dont l'ensemble compose la sous-espèce étudiée en Amérique.

TABLEAU 1 : Cotation pour l'établissement de l'index d'hybridité, en 2 classes (cotation annuelle) et en 3 classes (cotation par codage disjonctif sur ordinateur). Index d'Hybridité selon ANDERSON (1949).

	0	1	3	2	1
hauteur des tépales	45-49	24-45	24-34	35-39	40-49
hauteur du tube	30-40	12-30	12-18	19-26	27-40
largeur maximale des tépales	23-19	14-19	19-23	16-18	14-16
longueur du filet des étamines	45-60	27-45	27-33	34-44	45-60
longueur de l'anthère	18-25	12-18	12-14	15-18	19-25
hauteur de l'ovaire	38-47	28-38	28-30	31-36	37-47
longueur des stigmates	10-18	5-10	5-8	9-13	14-18
longueur de la bractée	29-39	15-29	15-20	21-28	29-39
largeur maximale de la bractée	12-19	7-12	7-10	11-14	15-19
	Cotation manuelle		Cotation par ordinateur		

Un Index non pondéré (Fig. 7, A) où tous les critères sont considérés égaux et cotés 0 ou 1, se traduit par un histogramme sans coupure avec deux pics marginaux correspondant respectivement aux populations 42, 48, 51 à 53 et 36 à 39. Une pondération attribuant aux mesures des seules pièces sexuées, considérées comme plus importantes, une cote de 0 ou 5 et

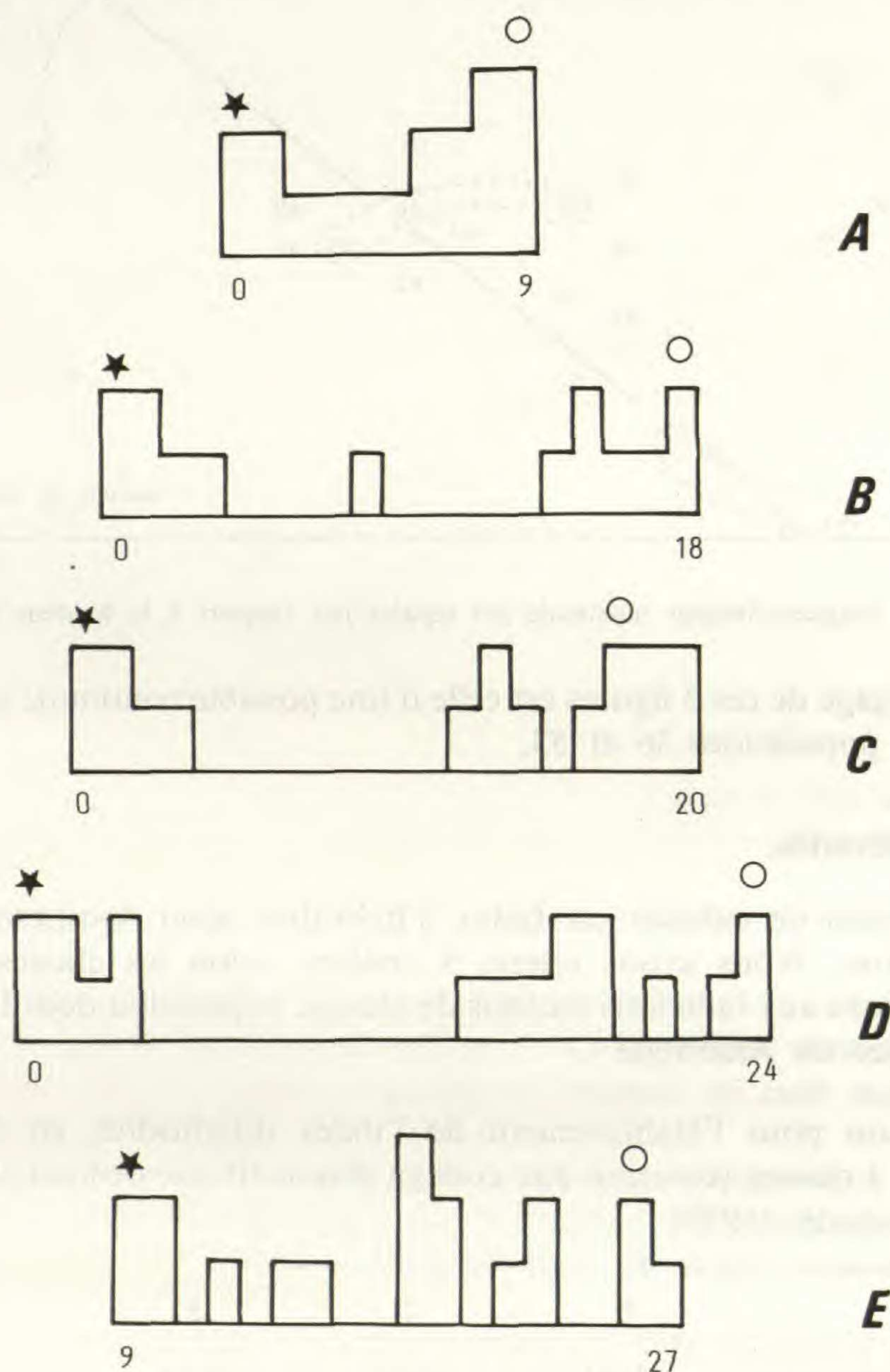
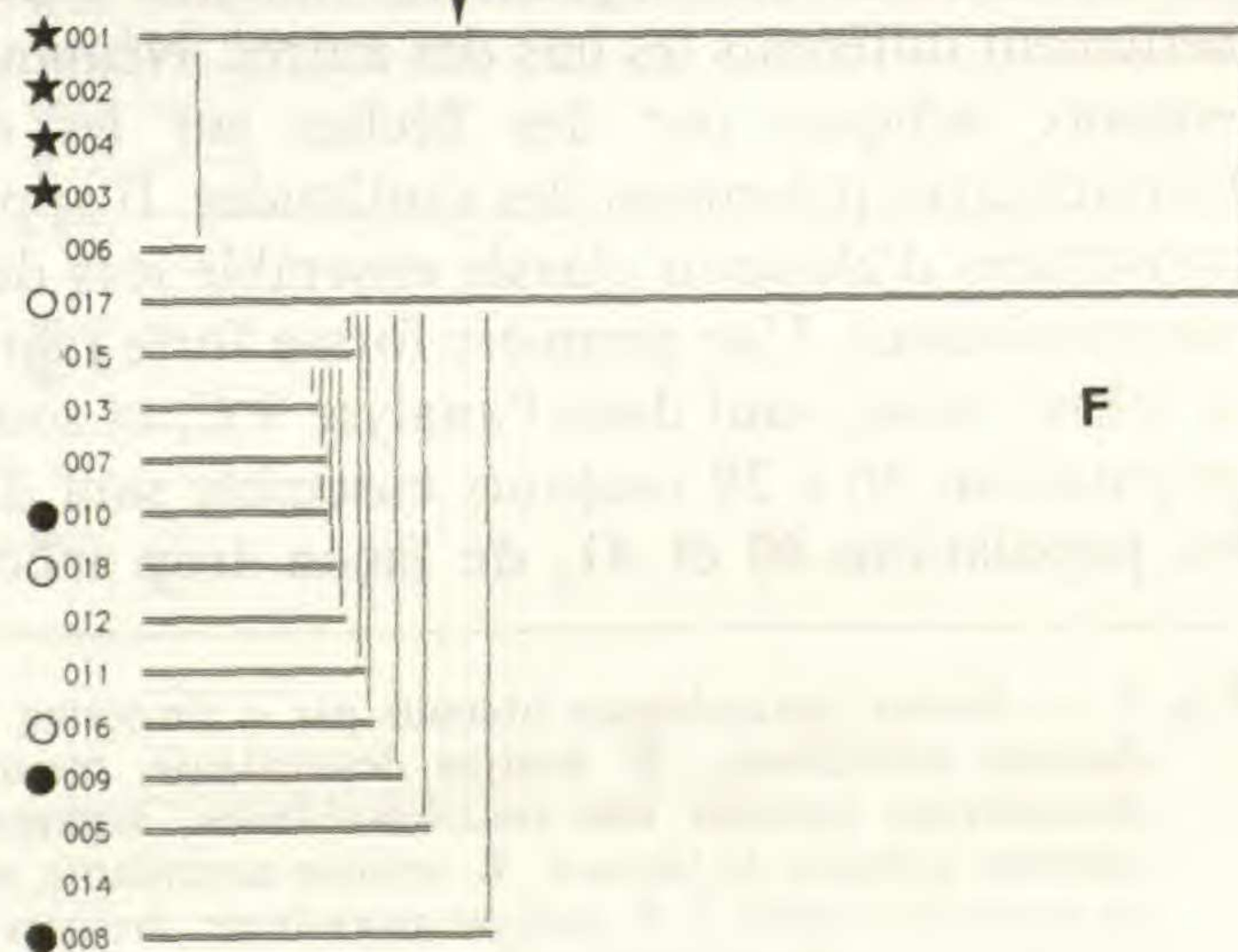
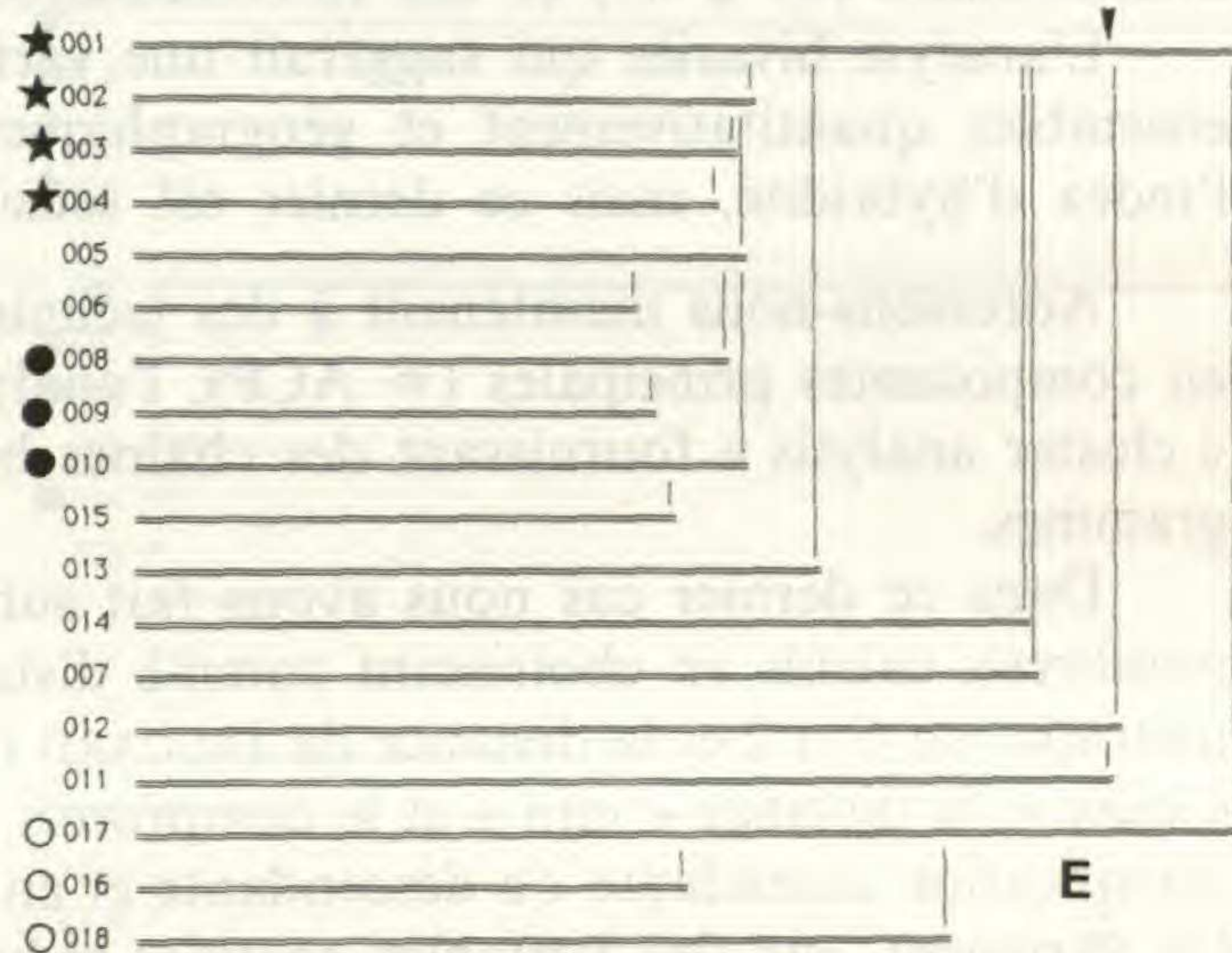
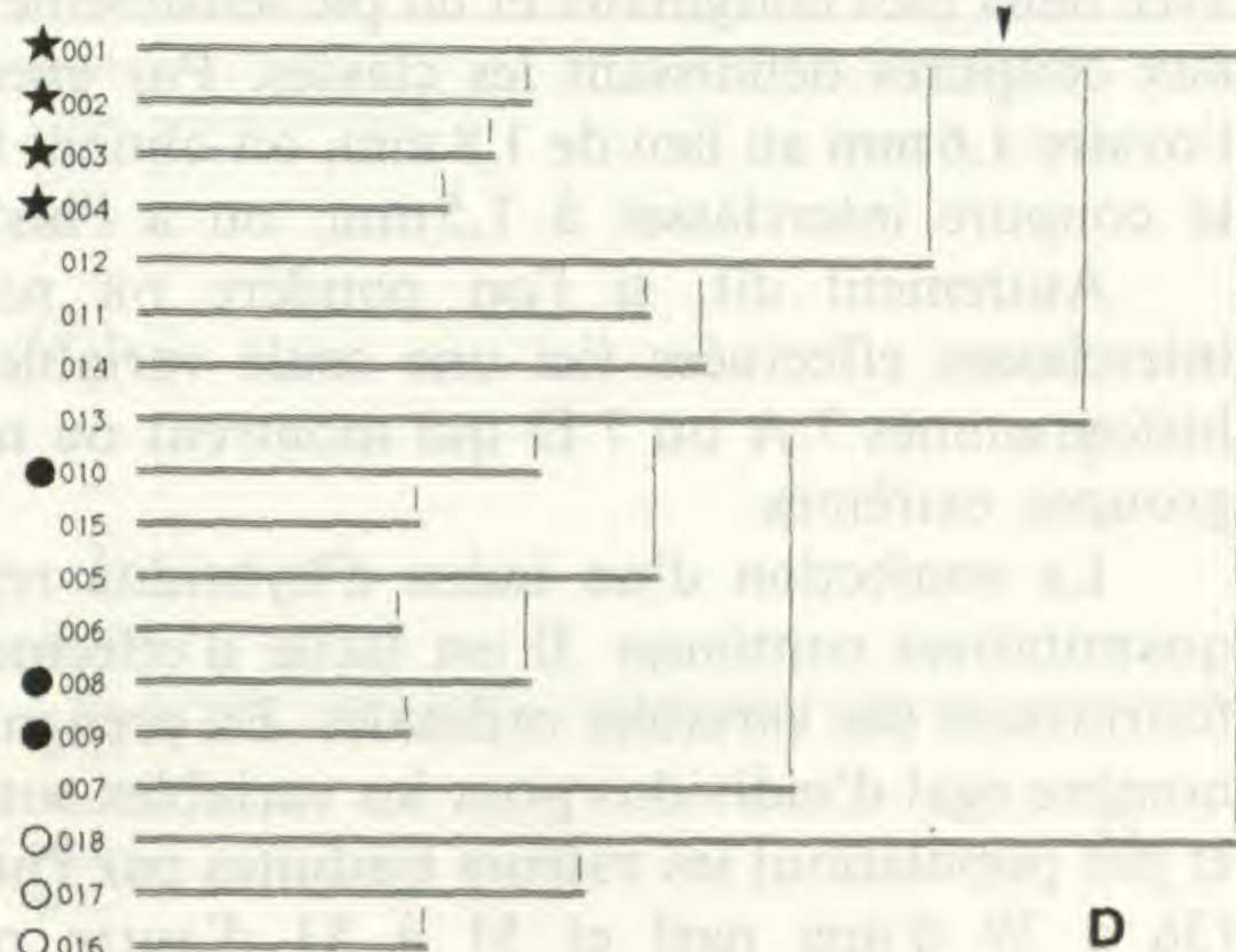
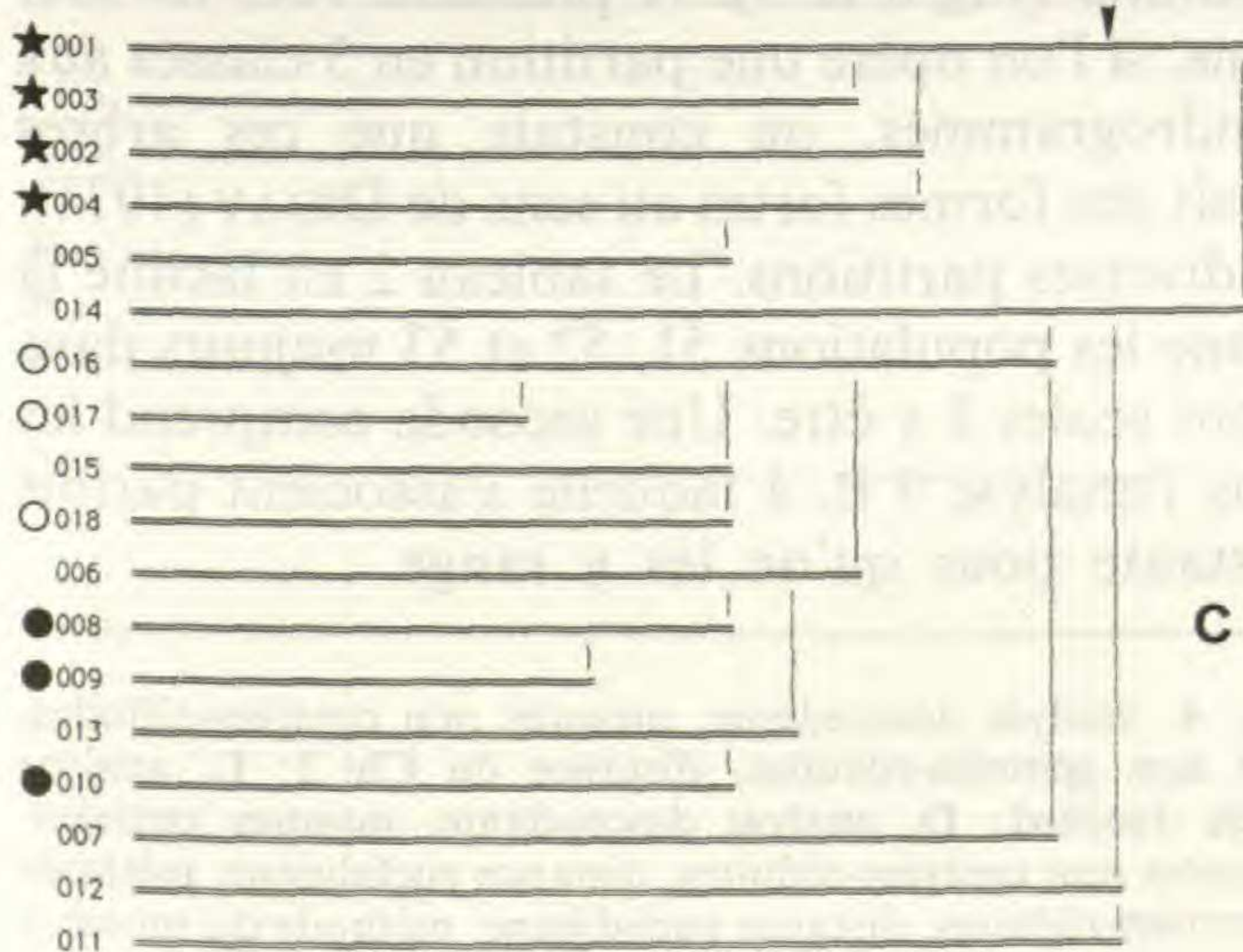
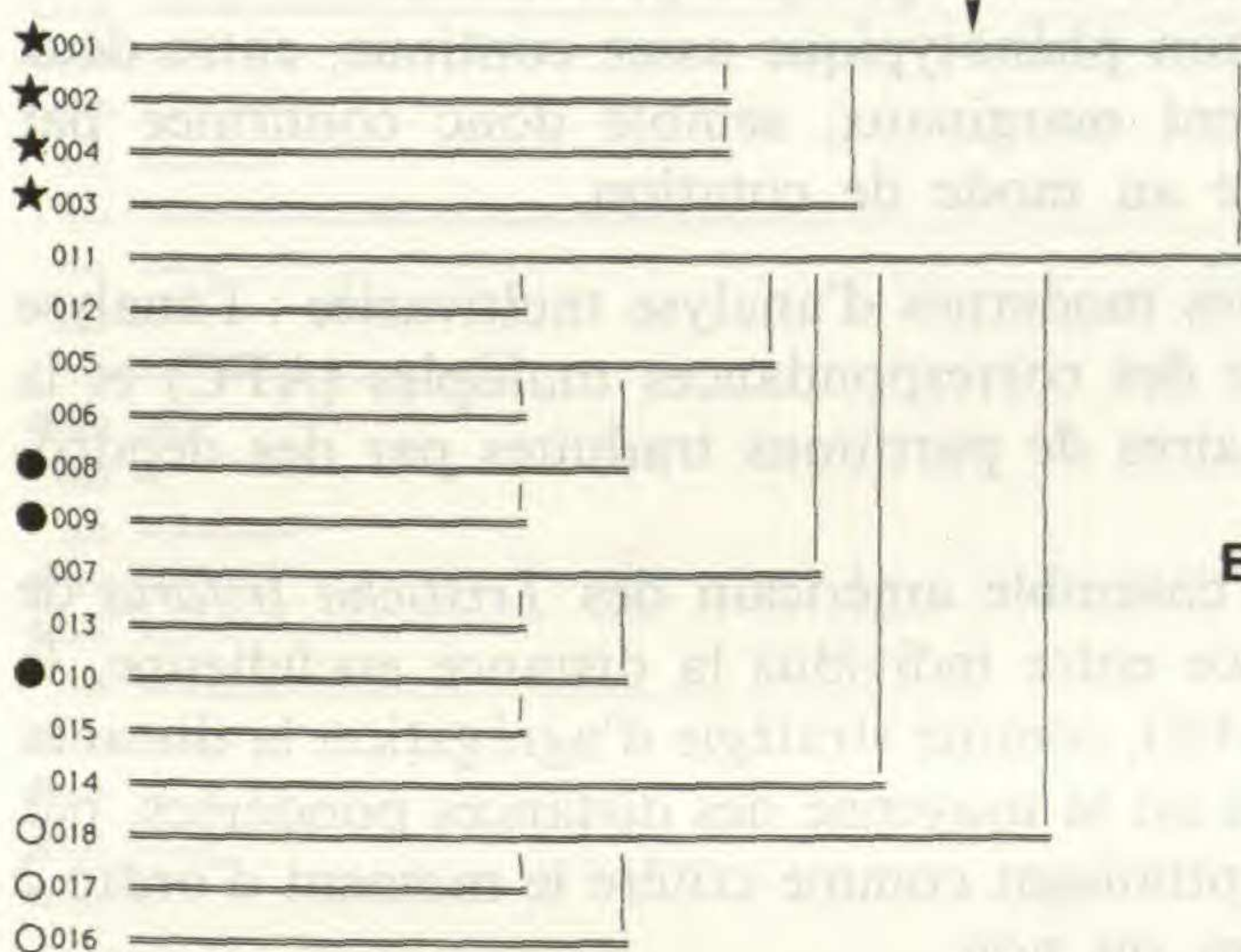
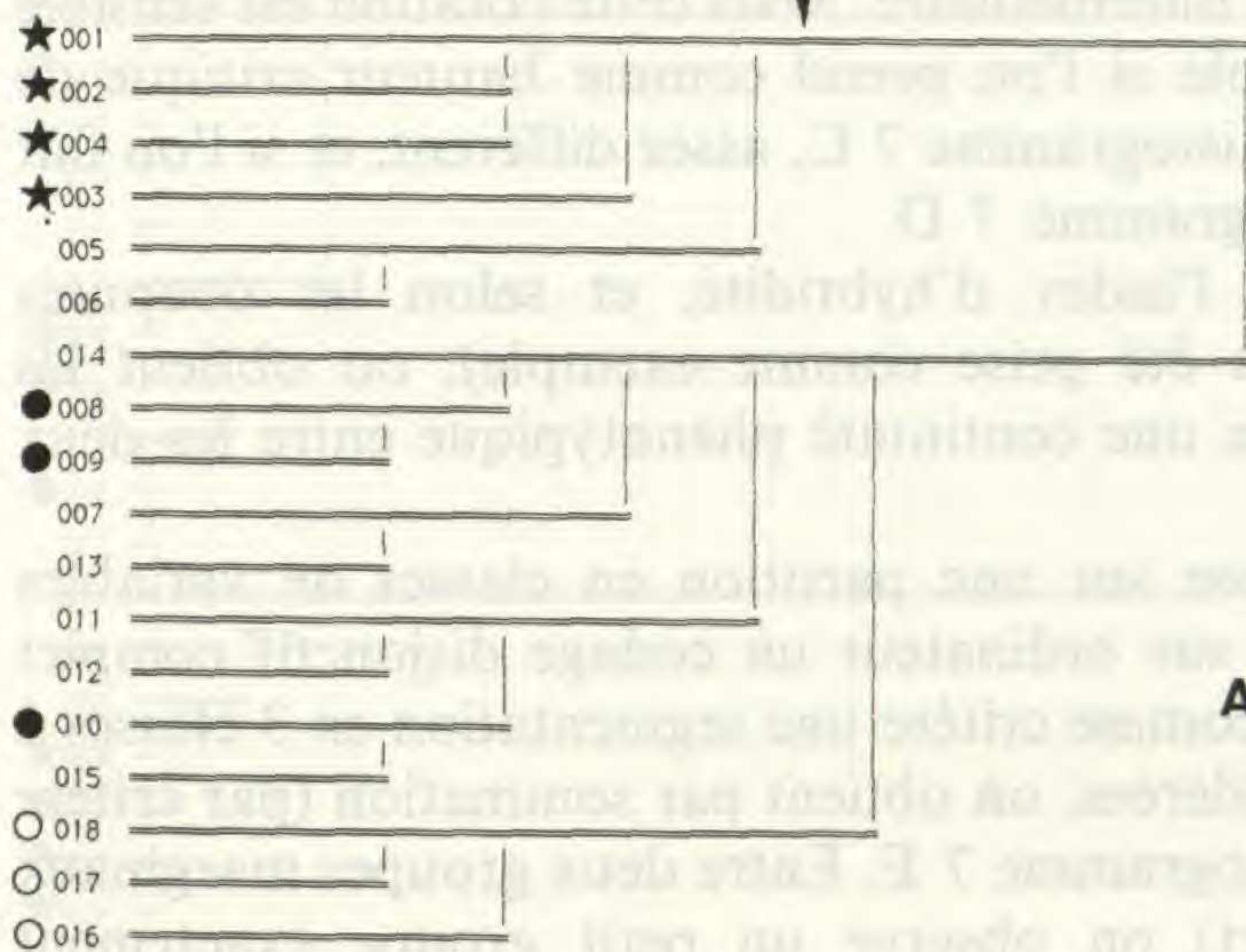


Fig. 7. — Index d'hybridité : A, index non pondéré ; B, C, D, index pondéré (voir texte) ; E, index obtenu par codage disjonctif sur ordinateur.

Fig. 8. — Arbres hiérarchiques obtenus par « clustering » en analyse ascendante : A, mesures centrées-réduites, distance euclidienne, stratégie max ; B, mesures centrées-réduites, distance euclidienne, stratégie moyenne ; C, mesures non centrées-réduites, distance euclidienne, stratégie min ; D, mesures centrées-réduites, distance du Chi 2, stratégie max ; E, mesures centrées-réduites, distance du Chi 2, stratégie min ; F, mesures centrées-réduites, distance de Jaccard, stratégie max. Les flèches indiquent les emplacements des coupures en 3 classes, les étoiles les populations 36 à 40, les points noirs les populations 43 à 45, les cercles blancs les populations 51 à 53.



aux autres une cote de 0 ou 1 (Fig. 7, B) donne un histogramme à deux discontinuités nettes, avec deux pics marginaux et un pic sensiblement intermédiaire. Mais cette cotation est sensible aux coupures définissant les classes. Par exemple si l'on prend comme hauteur critique de l'ovaire 1,6 mm au lieu de 1,8 mm, on obtient l'histogramme 7 C, assez différent, et si l'on fait la coupure interclasses à 1,5 mm, on a l'histogramme 7 D.

Autrement dit, si l'on pondère ou non l'index d'hybridité, et selon les coupures interclasses effectuées (ici une seule variable a été prise comme exemple), on obtient les histogrammes 7 A ou 7 D qui montrent ou non une continuité phénotypique entre les deux groupes extrêmes.

La confection d'un index d'hybridité repose sur une partition en classes de variables quantitatives continues. Il est facile d'effectuer sur ordinateur un codage disjonctif complet fournissant des variables ordinales. En prenant comme critère une segmentation en 3 classes à nombre égal d'individus pour les variables considérées, on obtient par sommation (par critère et par population) les valeurs traduites par l'histogramme 7 E. Entre deux groupes marginaux (36 à 39 d'une part et 51 à 53 d'autre part) on observe un petit groupe exactement intermédiaire (43 à 47) et des intermédiaires entre les 3 groupes précédents.

L'analyse bivariée qui suggérait une variation phénotypique assez continue, entre deux ensembles quantitativement et géographiquement marginaux, semble donc confirmée par l'index d'hybridité, mais ce dernier est sensible au mode de cotation.

Adressons-nous maintenant à des techniques modernes d'analyse multivariée : l'analyse en composantes principales (= ACP), l'analyse des correspondances multiples (AFC) et la « cluster analysis » fournissant des chaînes binaires de partitions traduites par des dendrogrammes.

Dans ce dernier cas nous avons fait sur l'ensemble américain des *Tristicha trifaria* de nombreux calculs en choisissant comme distance entre individus la distance euclidienne, la métrique du Chi 2 et la distance de JACCARD (1908), comme stratégie d'agrégation la distance « max », la distance « min » et le compromis qu'est la moyenne des distances pondérées, par classification ascendante ou descendante et en optimisant comme critère le moment d'ordre 2 (= variance), sur des variables centrées-réduites ou non.

Douze des dendrogrammes obtenus sont donnés (Fig 8 et 9). A première vue, ils sont nettement différents les uns des autres. Néanmoins, si l'on opère une partition en 3 classes aux niveaux indiqués par des flèches sur les dendrogrammes, on constate que ces arbres hiérarchiques présentent des similitudes. Il apparaît des formes fortes au sens de DIDAY (1971), constituées d'éléments classés ensemble lors des diverses partitions. Le tableau 2 en facilite la reconnaissance. Une première forme forte regroupe les populations 51, 52 et 53 toujours dans la même classe, sauf dans l'analyse 9 C, et souvent seules à y être. Une seconde comprend les populations 36 à 39 toujours ensemble sauf dans l'analyse 9 B, à laquelle s'associent parfois les populations 40 et 41, de façon trop inconstante pour qu'on les y range.

Fig. 9. — Arbres hiérarchiques obtenus par « clustering » : A, analyse descendante, mesures non centrées-réduites, distance euclidienne ; B, analyse descendante, mesures non centrées-réduites, distance du Chi 2 ; C, analyse descendante, mesures non centrées-réduites, distance de Jaccard ; D, analyse descendante, mesures centrées-réduites, distance de Jaccard ; E, analyse ascendante, mesures non centrées-réduites, distance euclidienne, méthode du moment d'ordre 2 ; F, analyse ascendante, mesures centrées-réduites, distance euclidienne, méthode du moment d'ordre 2. Les flèches indiquent les emplacements des coupures en 3 classes, les étoiles les populations 36 à 40, les points noirs les populations 43 à 45 et les cercles blancs les populations 51 à 53.

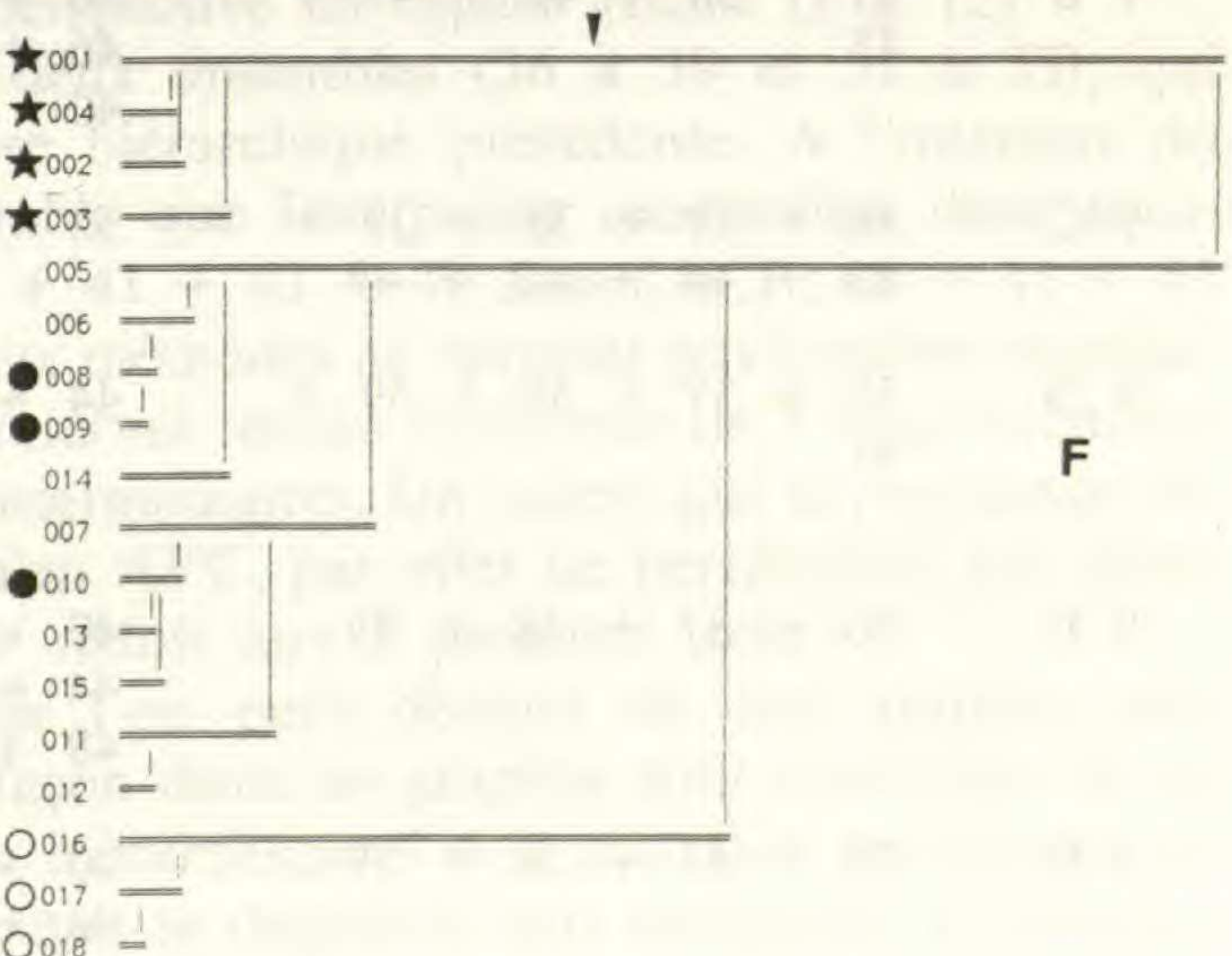
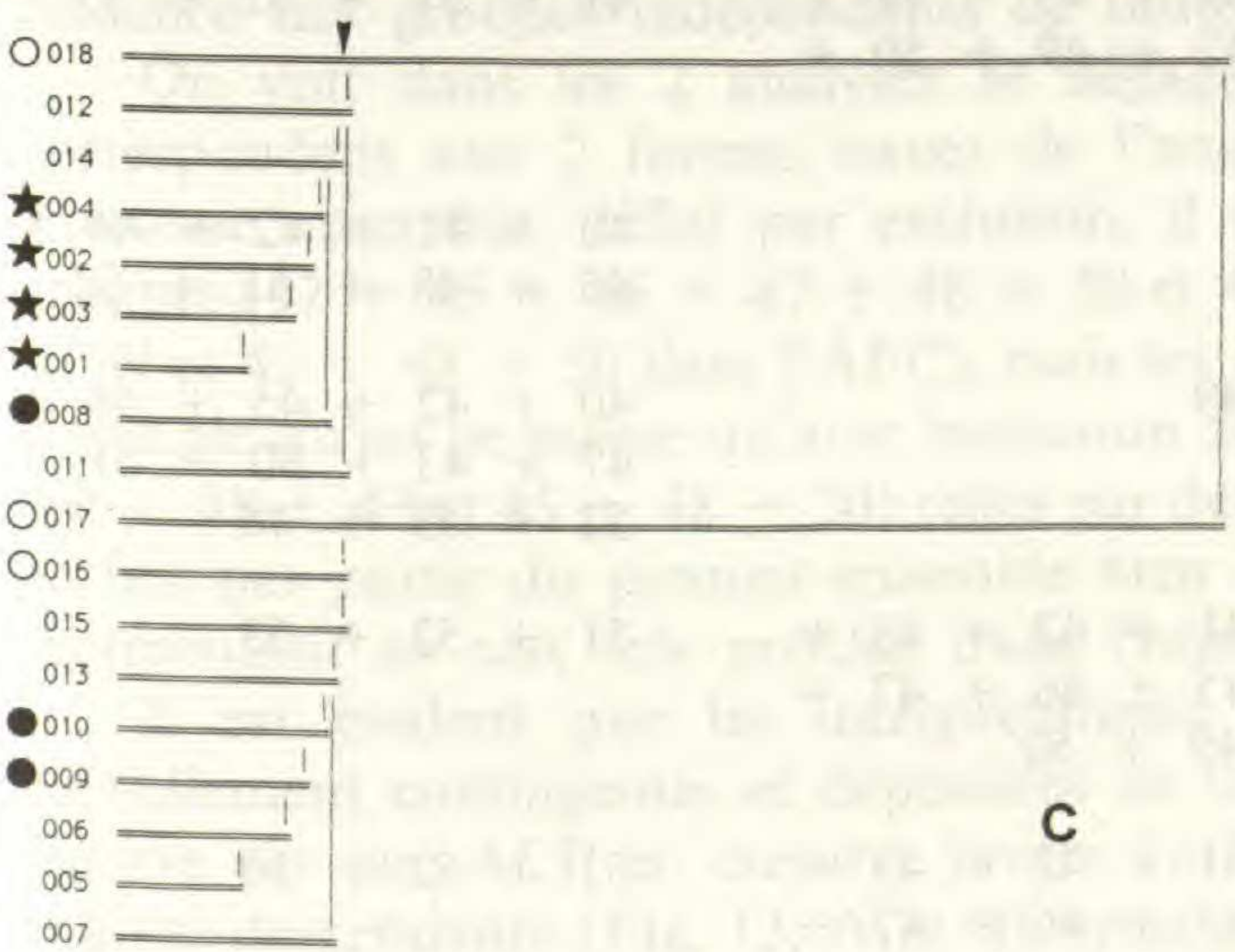
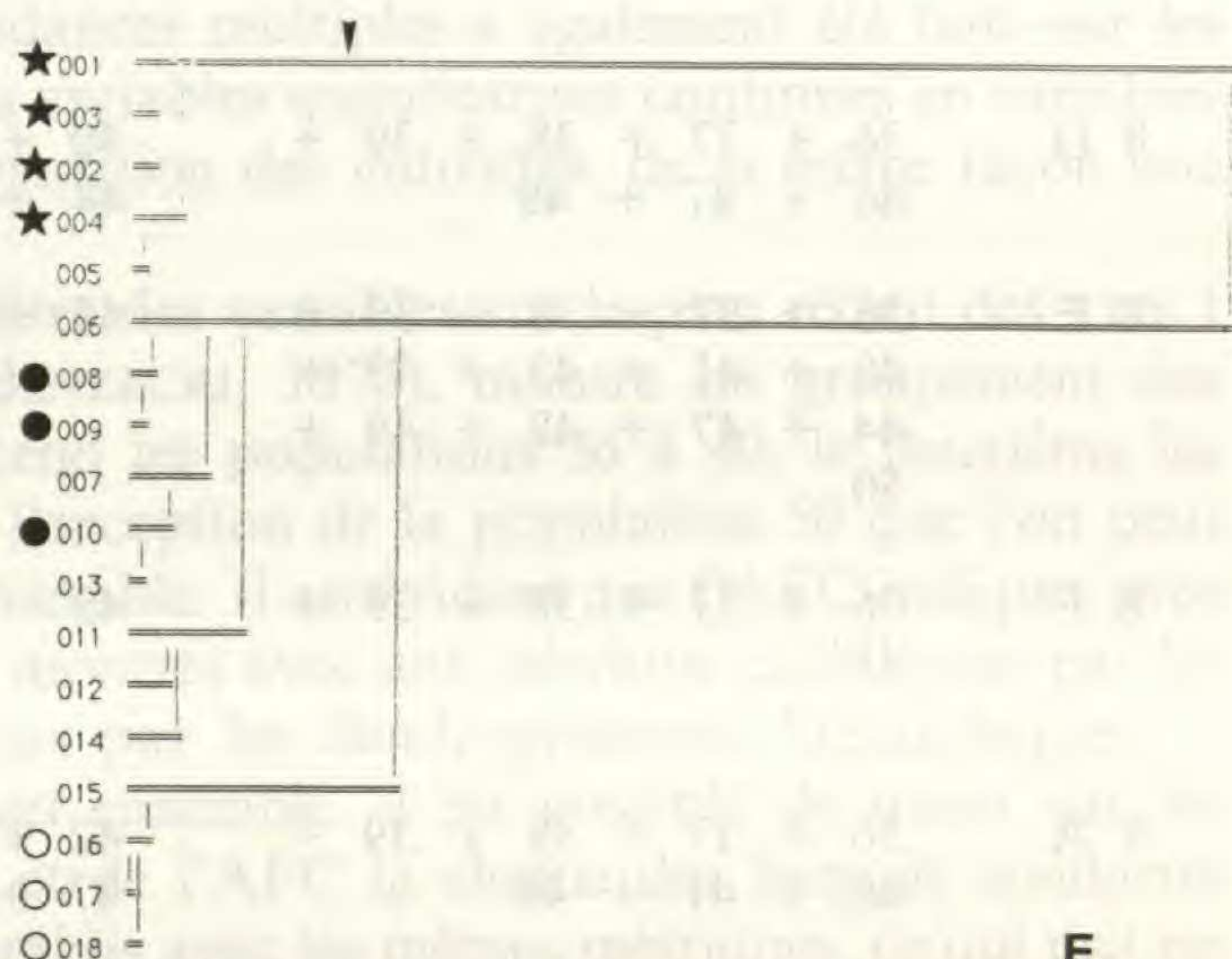
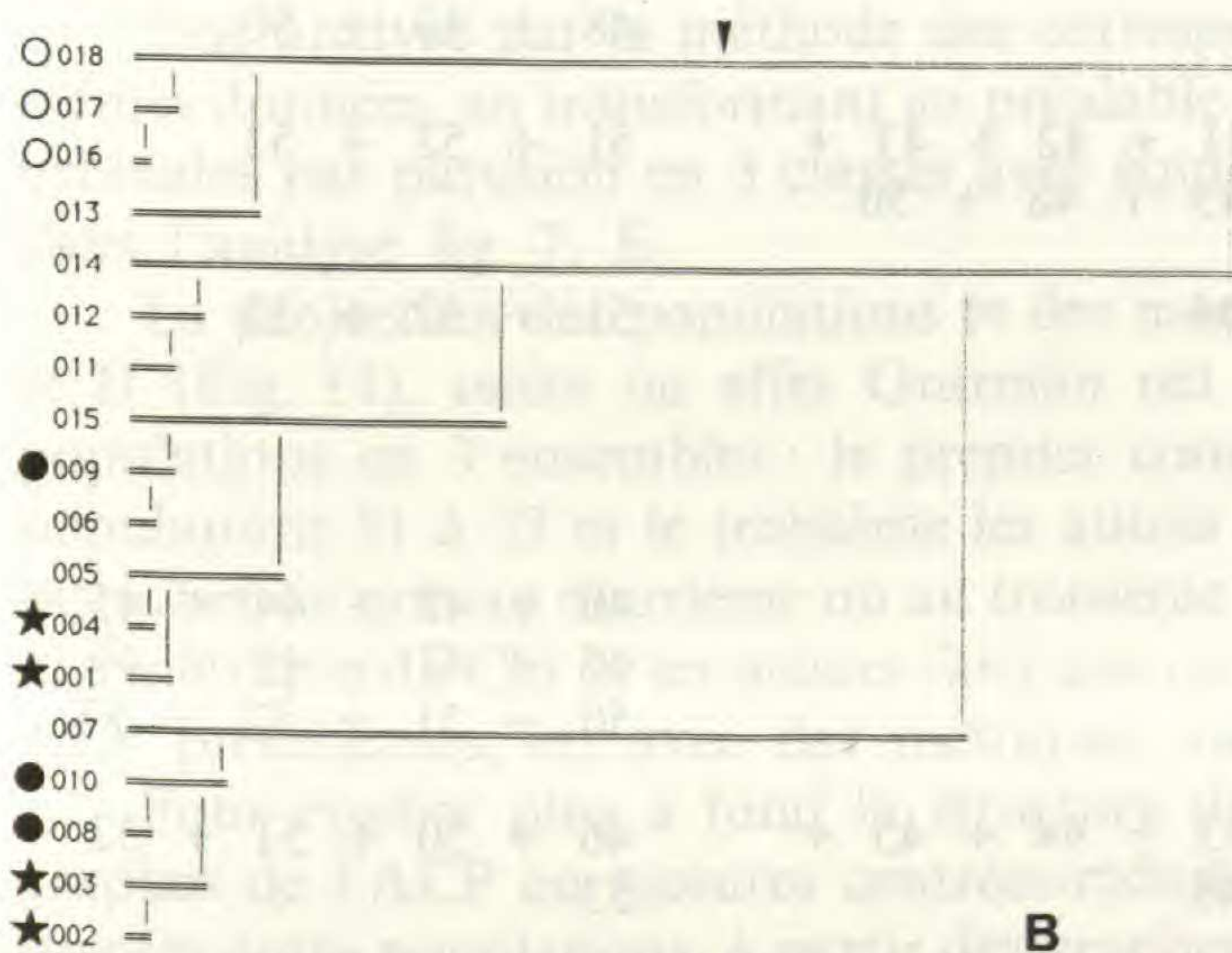
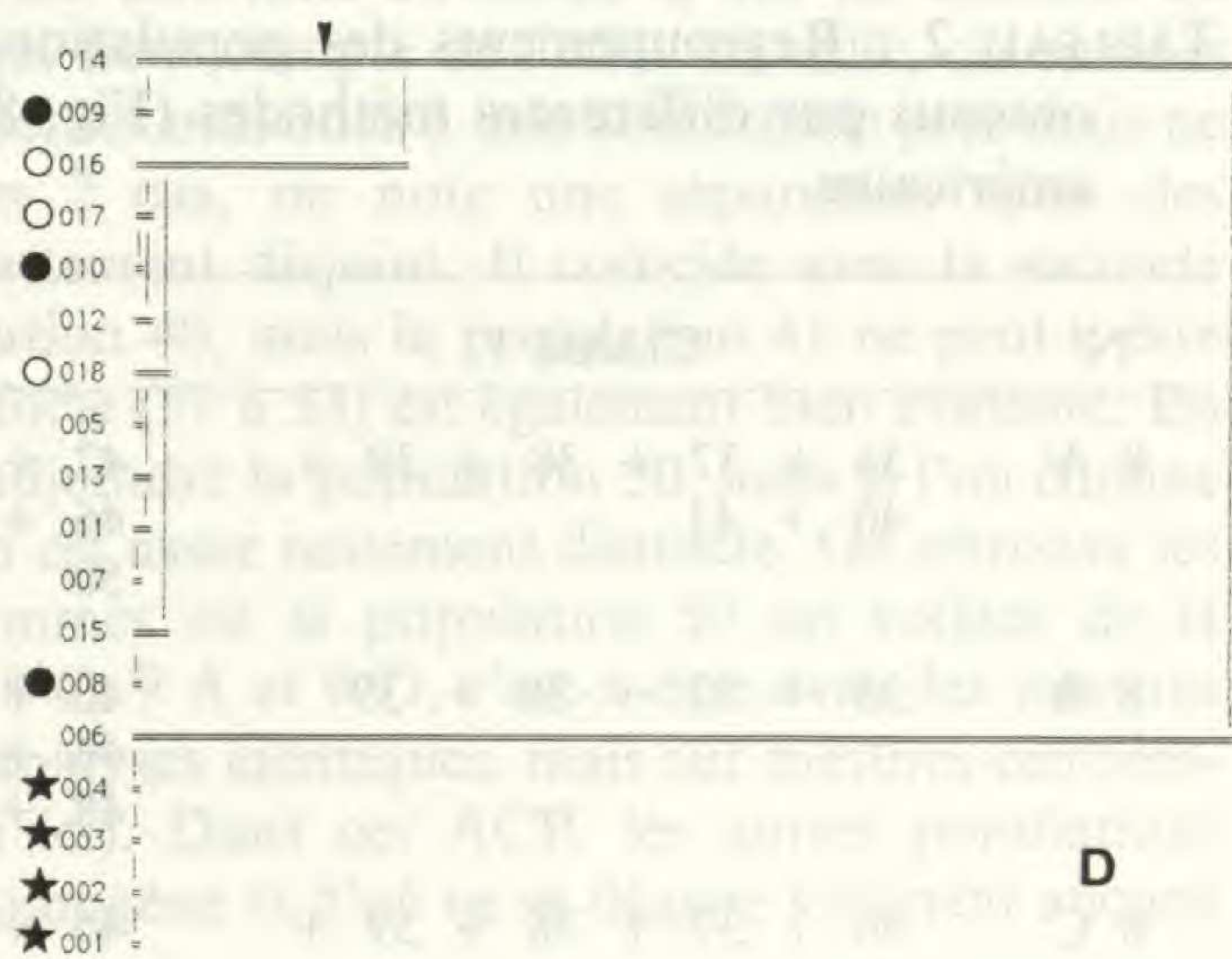
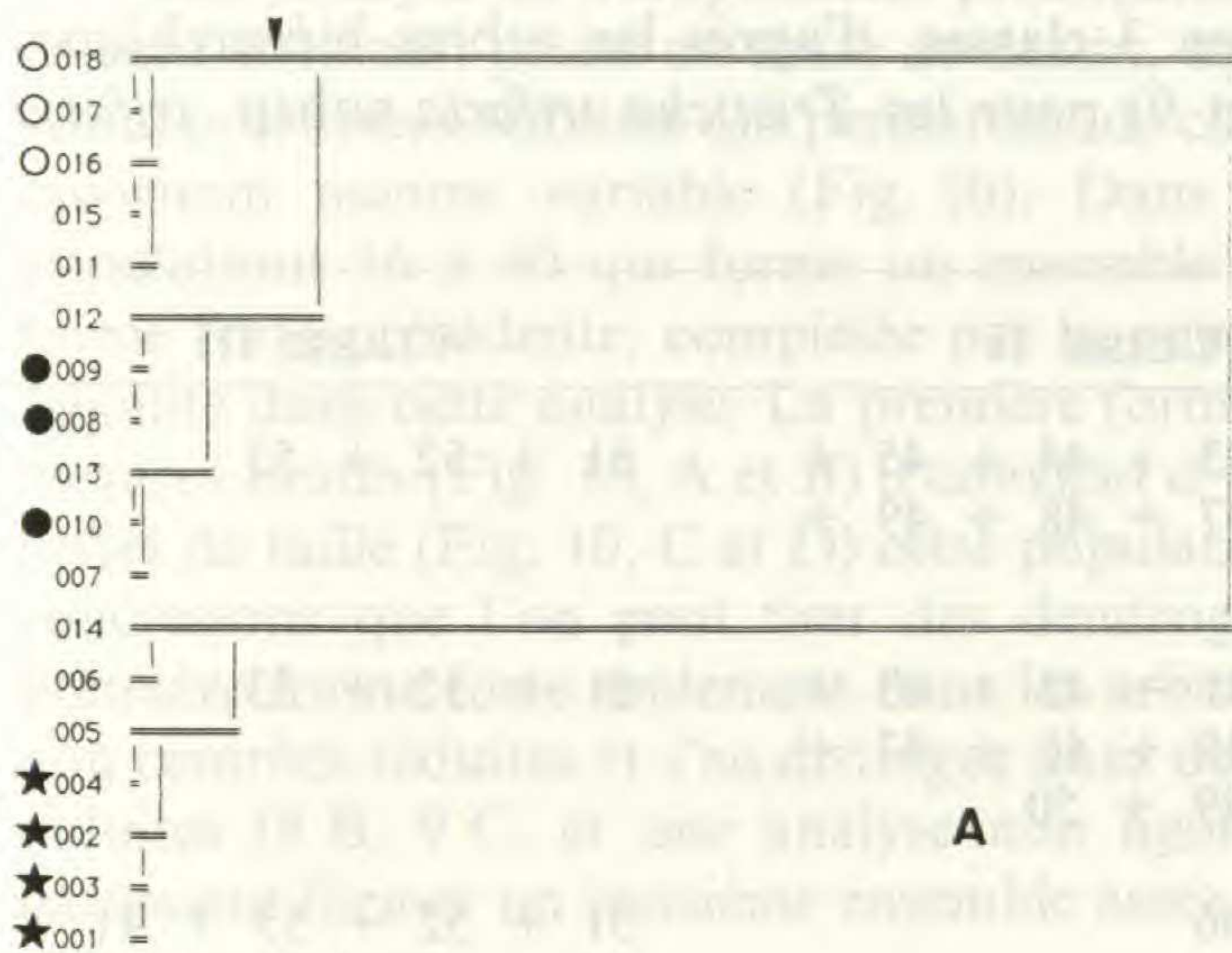


TABLEAU 2 : Regroupements des populations en 3 classes, d'après les arbres hiérarchiques obtenus par différentes méthodes (Fig. 8 et 9) pour les *Tristicha trifaria* subsp. *trifaria* américains.

N°	CLASSE I	CLASSE II	CLASSE III
8 A	36 + 37 + 38 + 39 + 40 + 41	42 + 43 + 44 + 45 + 46 + 47 + 48 + 49 + 50	51 + 52 + 53
8 B	36 + 37 + 38 + 39	40 + 41 + 42 + 43 + 44 + 45 + 46 + 47 + 48 + 49 + 50	51 + 52 + 53
8 C	36 + 37 + 38 + 39 + 40	45 + 46	51 + 52 + 53 + 41 + 42 + 43 + 44 + 47 + 48 + 49 + 50
8 D	36 + 37 + 38 + 39 + 46 + 47 + 49	40 + 41 + 42 + 43 + 44 + 45 + 48 + 50	51 + 52 + 53
8 E	36 + 37 + 38 + 39 + 40 + 41 + 42 + 43 + 44 + 47 + 48 + 49 + 50	45 + 46	51 + 52 + 53
8 F	36 + 37 + 38 + 39 + 41	43	40 + 42 + 44 + 45 + 46 + 47 + 48 + 49 + 50 + 51 + 52 + 53
9 A	36 + 37 + 38 + 39 + 40 + 41 + 49	42 + 43 + 44 + 45 + 47 + 48	46 + 50 + 51 + 52 + 53
9 B	37 + 38 + 42 + 43 + 45	36 + 39 + 41 + 44 + 46 + 47 + 49 + 50 + 40	48 + 51 + 52 + 53
9 C	36 + 37 + 38 + 39 + 43 + 46 + 47 + 49	53	40 + 41 + 42 + 44 + 45 + 48 + 51 + 52
9 D	36 + 37 + 38 + 39 + 41	44 + 49	40 + 42 + 45 + 46 + 47 + 43 + 50 + 51 + 52 + 53 + 48
9 E	36 + 37 + 38 + 39	40 + 41 + 42 + 43 + 44 + 45 + 46 + 47 + 48 + 49 + 50	51 + 52 + 53
9 F	36 + 37 + 38 + 39	40 + 41 + 42 + 43 + 44 + 45 + 46 + 47 + 48 + 49 + 50	51 + 52 + 53

Une analyse en composantes principales peut être faite en mode Q sur les mesures en valeurs absolues, prises en unité de dessin, ce qui tient compte de l'effet de taille, ou sur des mesures centrées-réduites qui permettent de classer les individus à une homothétie près mais ne favorisent aucune variable (Fig. 10). Dans les 2 cas, on note une séparation nette des populations 36 à 40 qui forme un ensemble nettement disjoint. Il coïncide avec la seconde forme forte précédente, complétée par la population 40, mais la population 41 ne peut y être adjointe dans cette analyse. La première forme forte (51 à 53) est également bien évidente. En mesures brutes (Fig. 10, A et B) il convient d'y adjoindre la population 50, mais si l'on élimine l'effet de taille (Fig. 10, C et D) cette population est assez nettement distincte. On retrouve les conclusions que l'on peut tirer des dendrogrammes où la population 50 est voisine de la première forme forte seulement dans les arbres 8 C, 9 A et 9 D, c'est-à-dire avec des mesures non centrées-réduites et s'en distingue dans des analyses identiques, mais sur mesures centrées-réduites (8 B, 9 C, et une analyse non figurée ici). Dans ces ACP, les autres populations paraissent former un troisième ensemble assez homogène et d'où ne se dégage vraiment aucune structure interne.

Une analyse par la méthode des correspondances multiples a également été faite sur les mêmes données, en transformant au préalable les variables quantitatives continues en variables ordinales par partition en 3 classes avec équirépartition des individus, de la même façon que dans l'analyse fig. 7, E.

La projection des populations et des modalités des variables sur le plan réduit des axes I et II (Fig. 11), outre un effet Guttman net (BENZECRI, 1973), montre un groupement des populations en 3 ensembles : le premier comprend les populations 36 à 40, le deuxième les populations 51 à 53 et le troisième les autres à l'exception de la population 50 que l'on peut rattacher ou non au deuxième ou au troisième ensemble. Il est évident que l'AFC indique, avec une métrique du Chi 2, les mêmes faits que ceux montrés avec une métrique euclidienne par les ACP précédentes, et, avec des métriques variées par les dendrogrammes hiérarchiques.

Pour étudier plus à fond la structure de cet ensemble, il est possible de tracer sur les graphes de l'ACP en mesures centrées-réduites et de l'AFC la chaîne des liens de similarité simples entre populations, à partir des graphes établis avec les mêmes métriques, ce qui met en évidence des groupes indépendants de toute perspective en espace réduit (Fig. 12).

On voit dans les 2 analyses se dégager deux ensembles (36 à 39 et 51 à 53), qui correspondent aux 2 formes issues de l'analyse hiérarchique précédente. A l'intérieur du troisième ensemble, défini par exclusion, il semble que l'on puisse reconnaître deux sous-groupes (42 + 45 + 46 + 47 + 48 + 50 et 40 + 41 + 43 + 49 dans l'ACP; 40 + 41 + 43 + 44 et 45 + 48 + 50 dans l'AFC), mais les deux méthodes ne donnent pas le même résultat. Il semble qu'on ne puisse qu'avec beaucoup de réserves retenir l'existence de 2 sous-ensembles (40 + 41 + 43 et 45 + 48 + 50) reliés par des intermédiaires. On notera que la population 40 ne fait pas partie du premier ensemble bien qu'en AFC, par effet de perspective, son point représentatif en soit très proche, dans l'espace réduit aux 3 premiers axes.

Il est évident que les interprétations que l'on peut déduire de tels graphes sont partiellement contingentes et dépendent de la façon dont les graphes sont construits. Si on reporte sur une ACP en mesures brutes l'arbre hiérarchique 9 A à métrique euclidienne en analyse descendante (Fig. 13, A et B), trois groupes se dégagent sans ambiguïté. Le premier comprend les populations 46, et 50 à 53, ce qui est voisin d'une des formes fortes précédentes. Mais les deux autres sous-ensembles (36 à 41 et 49 d'une part, et 42 à 45 + 47 et 48 d'autre

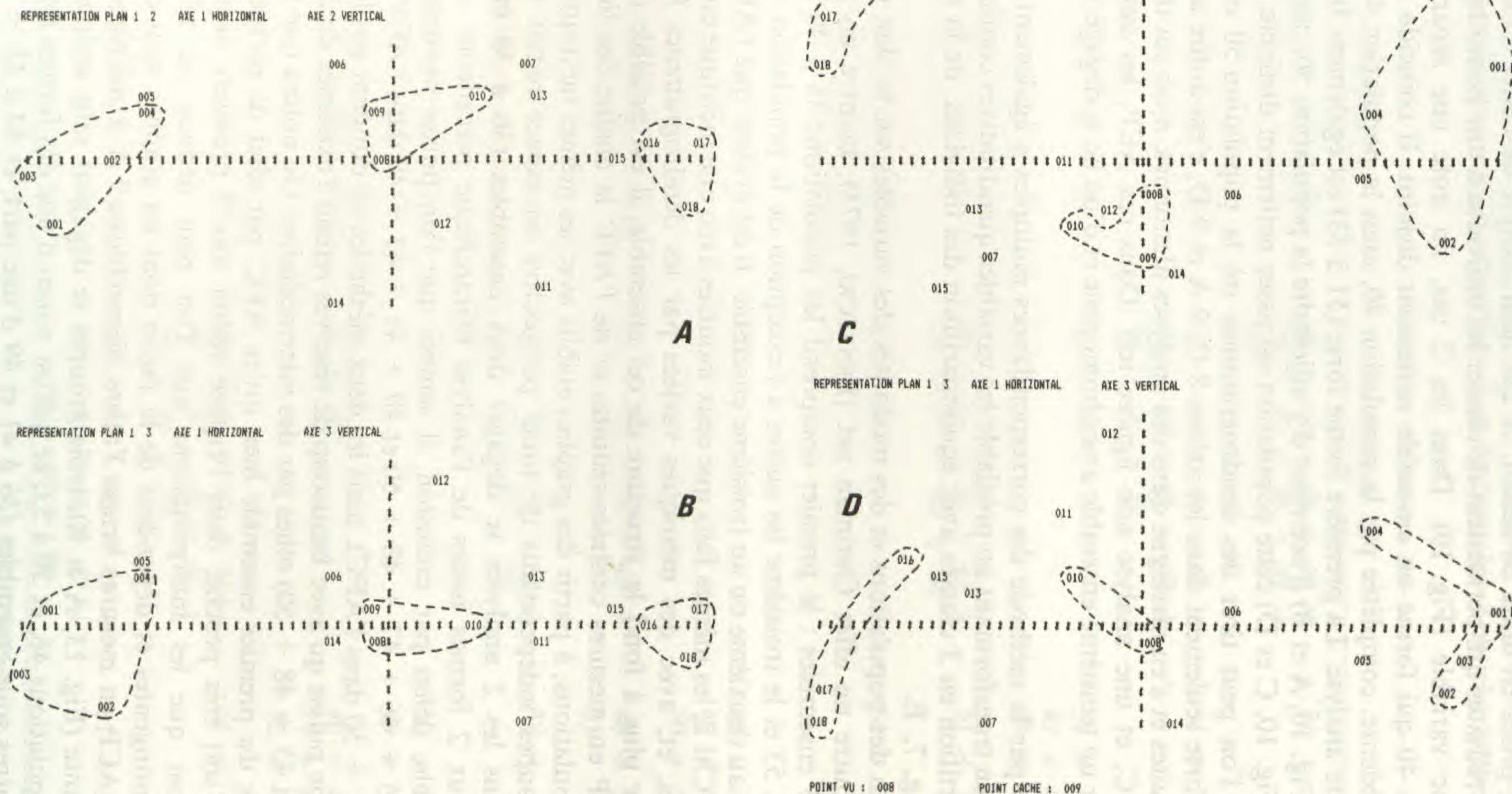
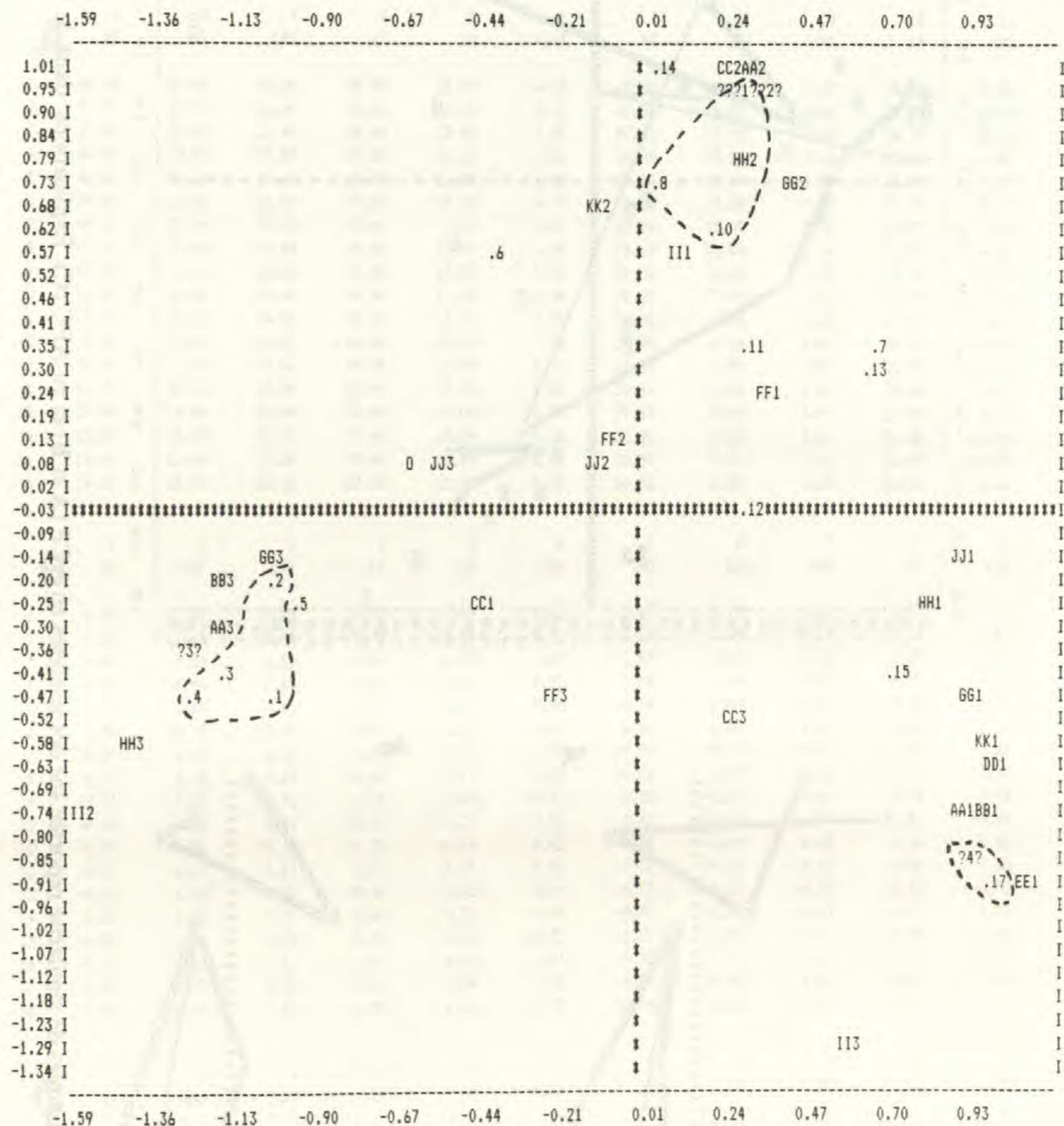


Fig. 10. — Analyse en Composantes Principales en mode Q : **A** et **B**, mesures non centrées-réduites ; **C** et **D**, mesures centrées-réduites. Les nombres indiquent les numéros des populations avec un décalage de —35 (ex. : 1 = population 36 ; 18 = population 53). Explication dans le texte.

GRAPHE 1 2

AXE HORIZONTAL : 1 AXE VERTICALE : 2

PROJECTION DES INDIVIDUS ET DES MODALITES DES VARIABLES



POINTS CACHES

POINTS VUS	POINTS CACHES	ABSCISSE	ORDONNEE
?1	BB2	.2300662	.9776912
?1	.9	.2694764	.9484612
?2	DD2	.3201296	.9774262
?2	EE2	.3342964	.9266104
?3	DD3	-1.287136	-.3346119
?3	EE3	-1.287136	-.3346119
?4	.16	.9026502	-.83002
?4	.18	.9112574	-.8637179

Fig. 11. — Analyse factorielle des correspondances multiples. Même numérotation des populations que dans la figure 10. Les modalités des variables sont indiquées par 2 lettres suivies d'un chiffre. Explication dans le texte.

TABLEAU 3 : Mesures en unités de dessin brutes (A), en valeurs centrées-réduites (B) et en classes (C), pour les variables. HO, hauteur de l'ovaire; HST, hauteur du tube tépalaire; HT, longueur des tépales; LA, longueur de l'anthère; LB, longueur de la bractée; LF, longueur du filet des étamines; LMA, largeur maximale de l'anthère; LMB, largeur maximale de la bractée; LMS, largeur maximale des stigmates; LMT, largeur maximale des tépales; LS, longueur des stigmates.

A	1 HT	2 HST	3 LMT	4 LF	5 LA	6 LMA	7 HO	8 LS	9 LMS	10 LB	11 LMB
1	48.00	37.00	15.00	58.00	24.00	6.00	42.00	18.00	3.00	39.00	19.00
2	47.00	39.00	16.00	52.00	25.00	5.00	46.00	16.00	1.00	31.00	16.00
3	49.00	40.00	20.00	60.00	25.00	8.00	47.00	17.00	2.00	36.00	12.00
4	44.00	32.00	14.00	59.00	21.00	7.00	43.00	15.00	2.00	29.00	15.00
5	46.00	30.00	20.00	60.00	22.00	6.00	40.00	15.00	1.00	28.00	19.00
6	39.00	23.00	18.00	49.00	23.00	6.00	38.00	14.00	1.00	22.00	15.00
7	40.00	25.00	20.00	34.00	17.00	5.00	30.00	10.00	1.00	15.00	7.00
8	42.00	27.00	20.00	42.00	19.00	6.00	33.00	11.00	1.00	26.00	14.00
9	40.00	25.00	18.00	45.00	18.00	5.00	37.00	8.00	1.00	24.00	15.00
10	36.00	20.00	16.00	40.00	17.00	6.00	38.00	9.00	1.00	21.00	10.00
11	35.00	20.00	18.00	29.00	17.00	7.00	32.00	8.00	1.00	32.00	15.00
12	35.00	18.00	15.00	45.00	18.00	7.00	28.00	8.00	1.00	32.00	15.00
13	36.00	16.00	19.00	40.00	15.00	6.00	31.00	6.00	1.00	20.00	11.00
14	40.00	30.00	19.00	42.00	17.00	4.00	33.00	11.00	1.00	39.00	13.00
15	32.00	16.00	15.00	32.00	14.00	5.00	29.00	9.00	1.00	22.00	8.00
16	29.00	15.00	21.00	30.00	15.00	8.00	32.00	7.00	3.00	21.00	10.00
17	28.00	12.00	23.00	29.00	12.00	6.00	30.00	7.00	3.00	20.00	10.00
18	24.00	18.00	22.00	27.00	12.00	5.00	30.00	5.00	3.00	24.00	9.00

B	1 HT	2 HST	3 LMT	4 LF	5 LA	6 LMA	7 HO	8 LS	9 LMS	10 LB	11 LMB
1	1.35	1.45	-1.25	1.32	1.35	0.00	1.07	1.78	1.69	1.77	1.72
2	1.21	1.68	-0.87	0.79	1.59	-0.92	1.74	1.29	-0.65	0.62	0.87
3	1.49	1.80	0.65	1.49	1.59	1.84	1.90	1.54	0.52	1.33	-0.27
4	0.79	0.86	-1.63	1.40	0.63	0.92	1.24	1.04	0.52	0.33	0.58
5	1.07	0.63	0.65	1.49	0.87	0.00	0.74	1.04	-0.65	0.18	1.72
6	0.09	-0.19	-0.11	0.53	1.11	0.00	0.41	0.80	-0.65	-0.68	0.58
7	0.23	0.05	0.65	-0.78	-0.33	-0.92	-0.91	-0.19	-0.65	-1.69	-1.69
8	0.51	0.28	0.65	-0.08	0.15	0.00	-0.41	0.05	-0.65	-0.10	0.30
9	0.23	0.05	-0.11	0.18	-0.09	-0.92	0.25	-0.69	-0.65	-0.39	0.58
10	-0.33	-0.54	-0.87	-0.26	-0.33	0.00	0.41	-0.44	-0.65	-0.82	-0.84
11	-0.47	-0.54	-0.11	-1.22	-0.33	0.92	-0.58	-0.69	-0.65	0.76	0.58
12	-0.47	-0.77	-1.25	0.18	-0.09	0.92	-1.24	-0.69	-0.65	0.76	0.58
13	-0.33	-1.00	0.27	-0.26	-0.82	0.00	-0.74	-1.18	-0.65	-0.97	-0.55
14	0.23	0.63	0.27	-0.08	-0.33	-1.84	-0.41	0.05	-0.65	1.77	0.02
15	-0.89	-1.00	-1.25	-0.96	-1.06	-0.92	-1.07	-0.44	-0.65	-0.68	-1.40
16	-1.31	-1.12	1.03	-1.13	-0.82	1.84	-0.58	-0.93	1.69	-0.82	-0.84
17	-1.45	-1.47	1.80	-1.22	-1.54	0.00	-0.91	-0.93	1.69	-0.97	-0.84
18	-2.01	-0.77	1.42	-1.39	-1.54	-0.92	-0.91	-1.43	1.69	-0.39	-1.12

C	1 HT	2 HST	3 LMT	4 LF	5 LA	6 LMA	7 HO	8 LS	9 LMS	10 LB	11 LMB
1	3.00	3.00	1.00	3.00	3.00	2.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00
2	3.00	3.00	1.00	3.00	3.00	1.00	3.00	3.00	1.00	3.00	3.00
3	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	2.00	3.00	2.00
4	3.00	3.00	1.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	2.00	2.00	3.00
5	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	2.00	3.00	3.00	1.00	2.00	3.00
6	2.00	2.00	2.00	3.00	3.00	2.00	3.00	2.00	1.00	2.00	3.00
7	2.00	2.00	3.00	1.00	2.00	1.00	1.00	2.00	1.00	1.00	1.00
8	3.00	2.00	3.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	1.00	2.00	2.00
9	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	1.00	2.00	1.00	1.00	2.00	3.00
10	2.00	2.00	1.00	2.00	2.00	2.00	3.00	2.00	1.00	1.00	1.00
11	1.00	2.00	2.00	1.00	2.00	3.00	2.00	1.00	1.00	3.00	3.00
12	1.00	1.00	1.00	2.00	2.00	3.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2.00
13	2.00	1.00	2.00	2.00	1.00	2.00	1.00	1.00	1.00	3.00	2.00
14	2.00	3.00	2.00	2.00	2.00	1.00	2.00	2.00	1.00	2.00	1.00
15	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2.00	1.00	2.00	1.00
16	1.00	1.00	3.00	1.00	1.00	3.00	2.00	1.00	3.00	1.00	1.00
17	1.00	1.00	3.00	1.00	1.00	2.00	1.00	1.00	3.00	1.00	1.00
18	1.00	1.00	3.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	3.00	2.00	1.00

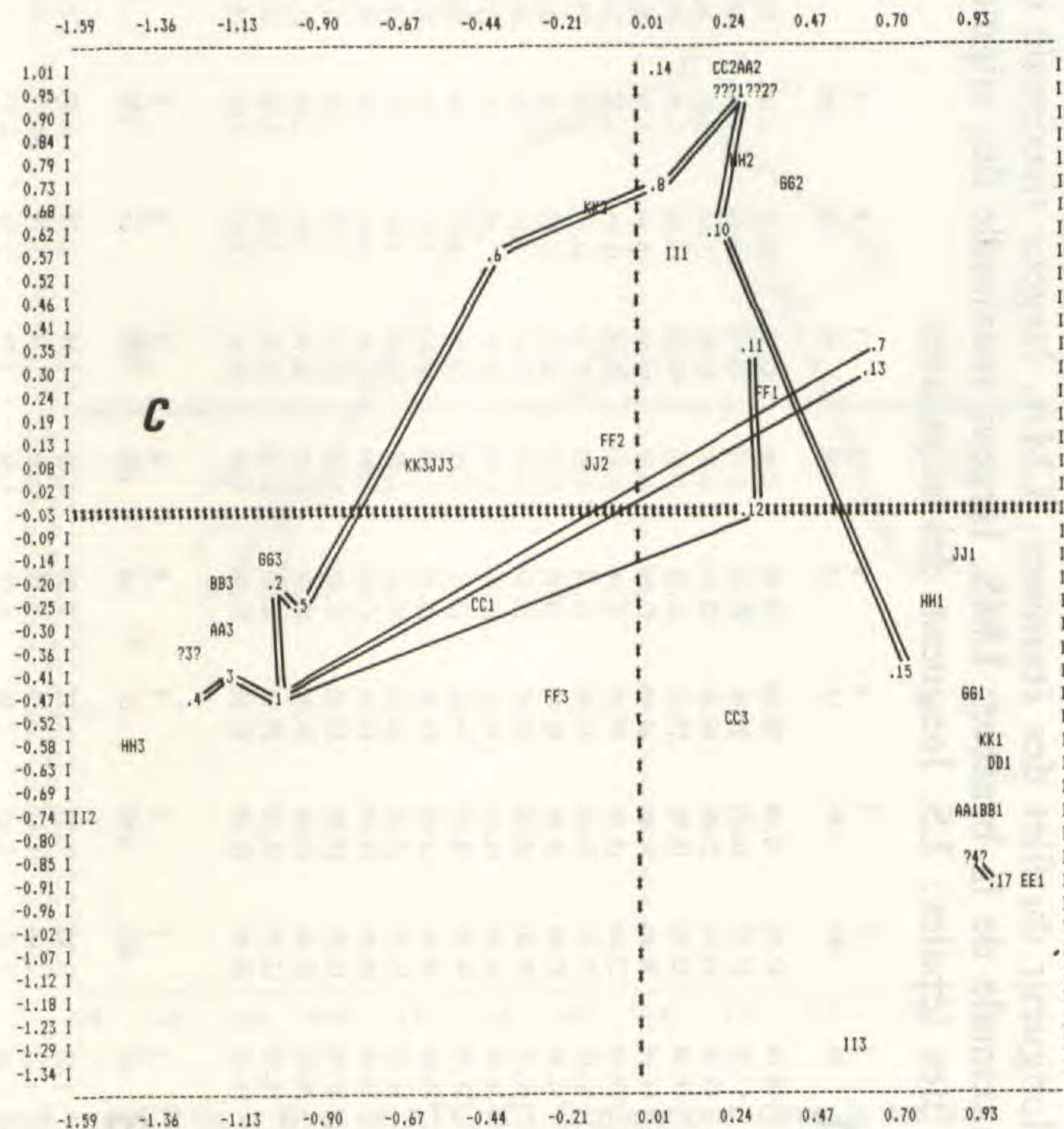
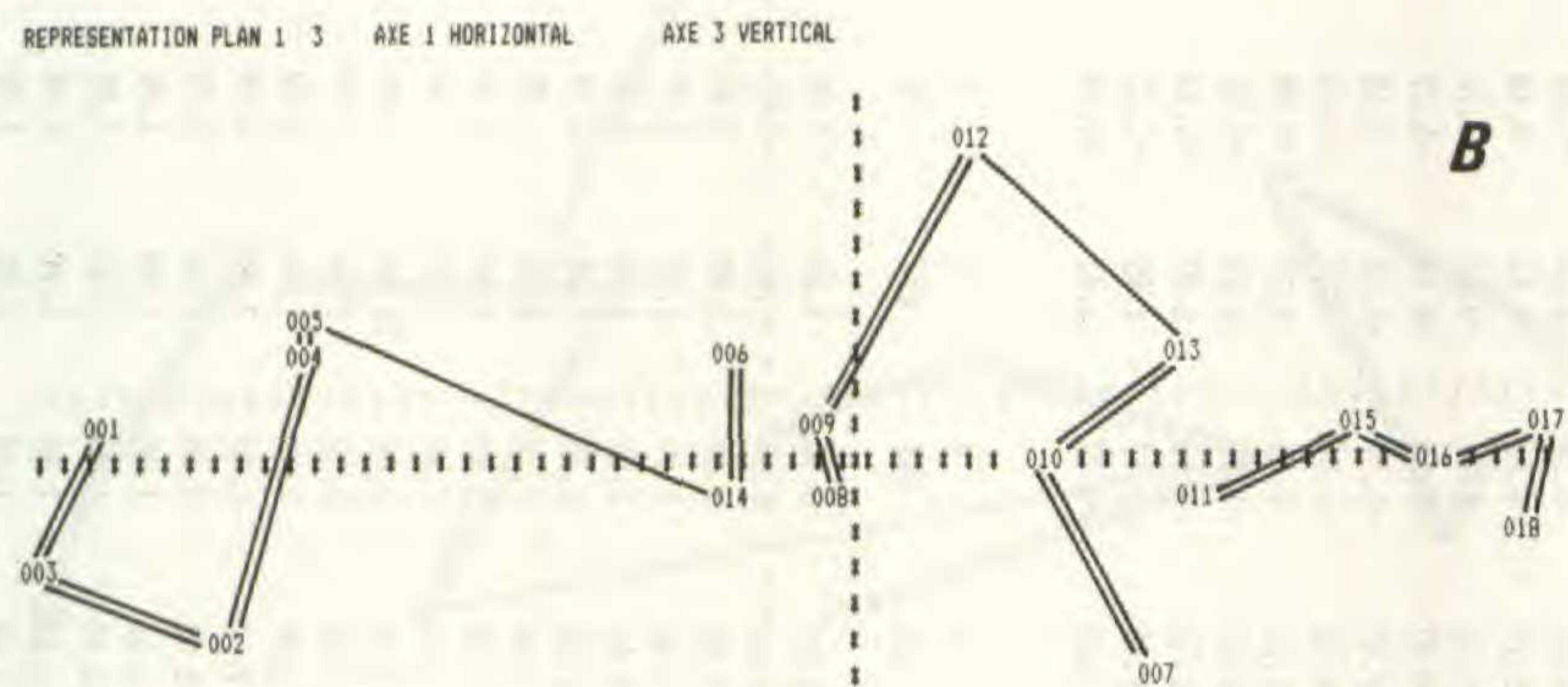
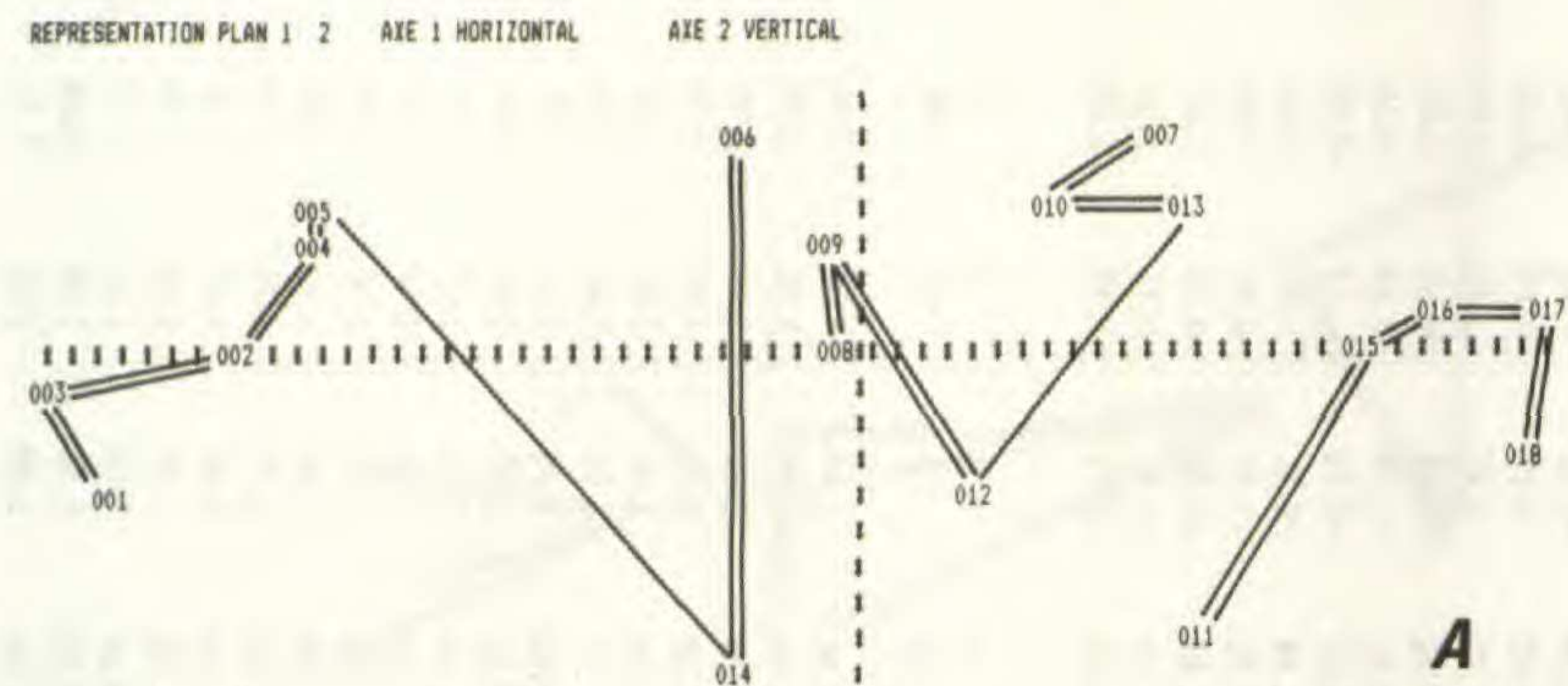


Fig. 13. — Chaîne des liens simples de similarité reportée sur des analyses en ACP (A et B) et en AFC (C). Explications dans le texte.

TABLEAU 4 : Matrices des coefficients de corrélations entre variables (même code que le tableau 3). A, matrice de corrélations totales; B, matrice de corrélations partielles (liaison entre 2 variables, les autres étant supposées constantes); C, coefficient de corrélation multiple.

***** MATRICE DE CORRELATIONS *****

CARACTERISTIQUES DU FICHIER : B:GCT

TITRE : TRISTICHA D'AMERIQUE

NOMBRE D'OBSERVATIONS : 18

NOMBRE DE VARIABLES : 11

MATRICE DE CORRELATIONS TOTALES

	HT	HST	LMT	LF	LA	LMA	HO	LS	LMS	LB	LMB
HT	1.000										
HST	0.910	1.000									
LMT	-0.393	-0.300	1.000								
LF	0.886	0.816	-0.436	1.000							
LA	0.911	0.875	-0.415	0.889	1.000						
LMA	0.053	-0.019	0.000	0.185	0.209	1.000					
HO	0.797	0.853	-0.312	0.832	0.864	0.206	1.000				
LS	0.889	0.894	-0.386	0.873	0.926	0.120	0.854	1.000			
LMS	-0.311	-0.081	0.346	-0.135	-0.197	0.317	0.034	-0.030	1.000		
LB	0.537	0.662	-0.337	0.545	0.549	0.101	0.468	0.568	0.057	1.000	
LMB	0.643	0.568	-0.373	0.721	0.706	0.123	0.553	0.621	-0.126	0.643	1.000

A

MATRICE DE CORRELATIONS PARTIELLES

	HT	HST	LMT	LF	LA	LMA	HO	LS	LMS	LB	LMB
HT	****										
HST	0.736	****									
LMT	0.005	0.227	****								
LF	0.393	-0.171	-0.150	****							
LA	-0.263	0.477	-0.054	0.010	****						
LMA	0.475	-0.697	0.111	0.011	0.631	****					
HO	-0.318	0.492	-0.140	0.319	0.103	0.255	****				
LS	0.386	-0.219	-0.136	0.118	0.644	-0.428	0.038	****			
LMS	-0.656	0.505	0.222	0.121	-0.592	0.615	0.033	0.601	****		
LB	-0.469	0.761	-0.300	0.042	-0.395	0.531	-0.407	0.219	-0.258	****	
LMB	0.373	-0.584	0.121	0.221	0.577	-0.515	0.118	-0.354	0.379	0.668	****

B

CORRELATIONS MULTIPLES

	HT	HST	LMT	LF	LA	LMA	HO	LS	LMS	LB	LMB
	0.980	0.985	0.626	0.939	0.979	0.822	0.931	0.967	0.871	0.892	0.892

C

part) sont bien différents des deux montrés par la figure 12. De même si l'on reporte sur l'AFC l'arbre hiérarchique 8 E obtenu par la métrique du Chi 2 avec stratégie « min », on obtient le graphe 13 C. La forme forte (51 à 53) se reconnaît immédiatement, mais toutes les autres populations peuvent y être considérées comme appartenant au même ensemble, à l'exception, peut-être des populations 42, 46, 47 et 48 que l'on ne sait où classer.

d) Interprétation.

Les analyses quantitatives précédentes reposent toutes sur des variations phénotypiques et prennent en compte les mêmes données. La comparaison de leurs résultats montre divers faits intéressants :

— Selon le type d'analyse, et surtout selon la procédure suivie dans chaque analyse, les résultats divergent assez nettement. A notre avis, seule la mise en évidence de formes fortes, ce qui revient à tester la sensibilité des analyses vis-à-vis des procédures techniques, permet des conclusions. Une seule analyse, fut-elle « moderne » ou, pire, un choix entre analyses divergentes sur des idées *a priori*, n'autorise réellement aucune conclusion.

— Dans l'exemple des *Tristicha trifaria* américains, deux formes fortes se dégagent de l'ensemble des analyses. La première est constituée des populations 51 à 53, c'est-à-dire qu'elle correspond à *Heterotristicha schroederi*; la seconde est formée par les populations 36 à 39 qu'on peut désigner comme *Potamobryon concinnum*. Les autres populations sont phénotypiquement intermédiaires sans que l'on puisse distinguer, au vue de l'ensemble des analyses, de structure interne nette. Cependant les populations 43 à 45 qui sont exactement médianes entre les deux formes fortes pour l'Index d'hybridité le sont aussi en ACP et en AFC. On a donc, en définitive, une composition globale en 2 formes fortes marginales, un ensemble médian moins net et des intermédiaires entre ces trois groupes (Fig. 14, A). Cette structure est manifestement liée à la distribution géographique (Fig. 14, B).

Le parallélisme entre la variation phénotypique et la distribution géographique conduit à s'interroger sur les causes de cette variation. Seraient-elles purement à voir dans l'action du milieu sur un génotype constant? « il ne faut ni s'étonner ni se réjouir de dégager une structure de gradient... si l'échantillonnage a précisément été mené le long de ce même gradient » (LEGENDRE & LEGENDRE, 1983 : 197).

Dans notre exemple, les populations étudiées sont situées de part et d'autre de l'Equateur (Fig. 2). Du point de vue climat, il y a un double gradient allant de l'Equateur vers les Tropiques; du point de vue géologique ou géomorphologique, il n'existe aucun élément en gradient nord-sud dans la dition étudiée (BIROT, 1970, figs. 34, 54 et 98). Par ailleurs, comme nous l'avons vu plus haut, elles vivent dans des conditions très homogènes dues à leur biotope particulier. Le gradient observé n'est pas dû à des causes externes à l'ensemble étudié, il reflète une variation génotypique.

A priori, six modes de variation génotypique peuvent être en cause :

Divergence suivant un gradient unique;

a, à partir de *Potamobryon concinnum*, en direction sud;

b, à partir d'*Heterotristicha schroederi*, en direction nord;

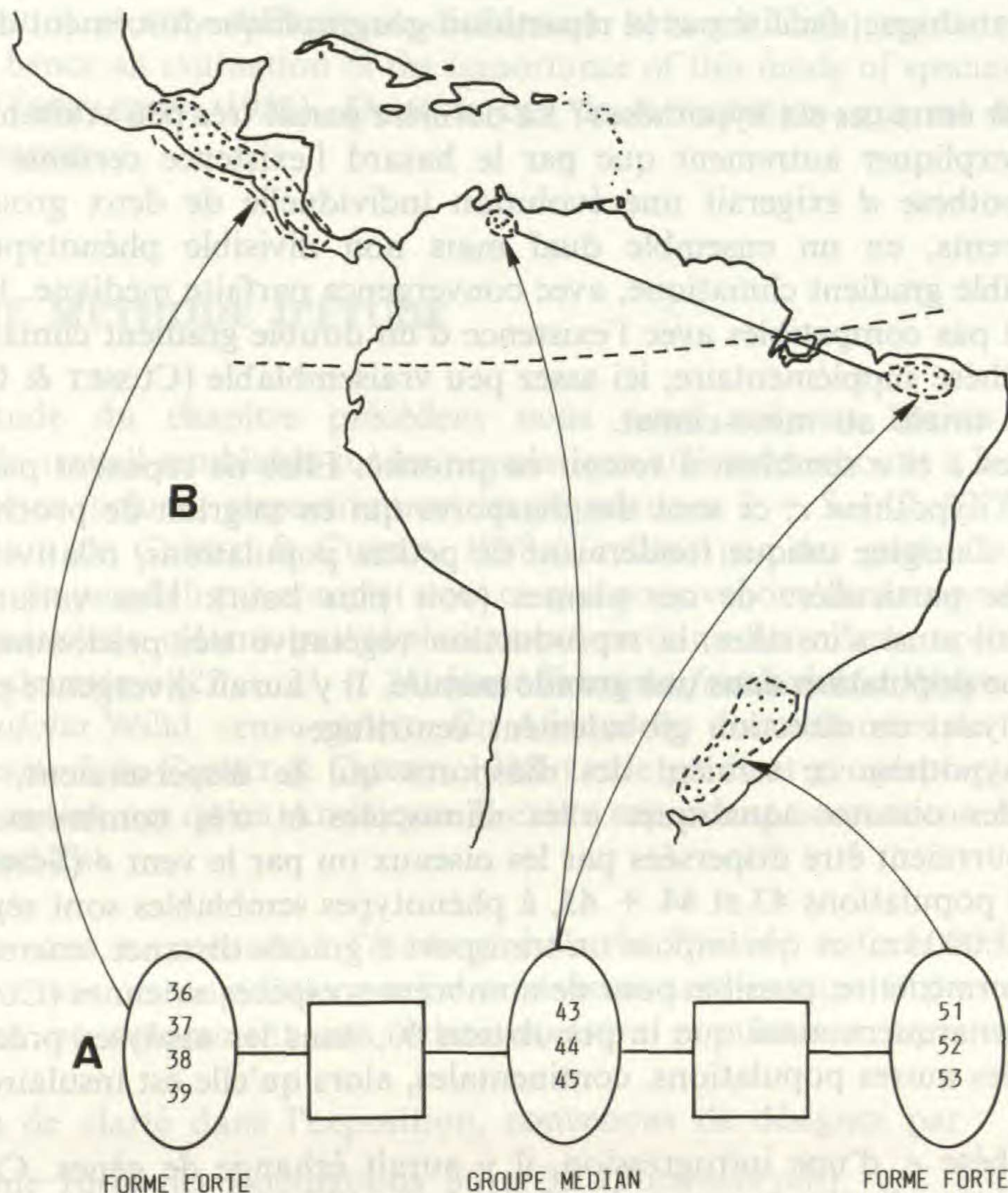


Fig. 14. — A, structure en formes fortes avec intermédiaires des *Tristicha trifaria* subsp. *trifaria* américains; B, aires géographiques des trois formes fortes précédentes.

c, divergence selon un double gradient, à partir des populations 43 à 45, ou de leurs ancêtres, par divergence centrifuge;

d, évolution selon un double gradient convergent, *Potamobryon* s'étendant vers le sud et *Heterotristicha* vers le nord;

e, introgression entre *Potamobryon concinnum* et *Heterotristicha schroederi*, ces genres étant ou non regroupés avec le genre taxinomique *Tristicha* auquel appartiennent les populations du groupe médian. Deux genres allopatriques entreraient en contact en donnant des hybrides fertiles à caractères morphologiques intermédiaires (43 à 45) avec possibilités de croisements en retour;

f, existence d'un seul groupe à large répartition géographique, la structure observée étant alors due à des variations sympatriques « In Bacteria it appears likely that the phenetic pattern consists of compact clusters of individuals (nos formes fortes) with isolated individuals or small clusters... scattered between them. These isolated forms may perhaps originate... from

unusual occurrences of mutation and selection » (SNEATH & SOKAL, 1973 : 373). Nous aurions ici un phénomène analogue, facilité par la répartition géographique forcément discontinue des *Tristicha*.

Peut-on choisir entre ces six hypothèses ? La dernière paraît très peu vraisemblable car elle ne permet pas d'expliquer autrement que par le hasard l'existence certaine d'un gradient phénétique. L'hypothèse *d* exigerait une évolution individuelle de deux groupes végétaux, initialement différents, en un ensemble dual mais non divisible phénotypiquement, par adaptation au double gradient climatique, avec convergence parfaite médiane. Les hypothèses *a* et *b* ne semblent pas compatibles avec l'existence d'un double gradient climatique, à moins d'admettre l'hypothèse supplémentaire, ici assez peu vraisemblable (CUSSET & CUSSET, 1988c) d'une indifférence totale au méso-climat.

Les hypothèses *c* et *e* semblent à retenir en priorité. Elles ne reposent pas sur le même mécanisme. Pour l'hypothèse *c*, ce sont des diaspores qui en migrant de proche en proche à partir d'un centre d'origine unique fonderaient de petites populations, relativement isolées à cause de l'écologie particulière de ces plantes (voir plus haut). Une variation génétique progressive pourrait ainsi s'installer, la reproduction végétative très prédominante figeant le génotype de chaque population dans une grande mesure. Il y aurait divergence par fondatrices successives se relayant en direction globalement centrifuge.

Dans cette hypothèse ce seraient des diaspores qui se disperseraient, probablement disséminées par des oiseaux aquatiques « les minuscules et très nombreuses graines des Podostémacées pourraient être dispersées par les oiseaux ou par le vent » (SCHNELL, 1987). Il est à noter que les populations 43 et 44 + 45, à phénotypes semblables sont séparées par une lacune de près de 3.000 km, ce qui impose un transport à grande distance, correspondant à un vol, sans escale intermédiaire, possible pour de nombreuses espèces aviennes (CURRY-LINDHAL, 1980 : 180). On remarquera aussi que la population 40, dans les analyses précédentes, ne se distingue en rien des autres populations, continentales, alors qu'elle est insulaire (Nord-Ouest de Cuba).

Dans l'hypothèse *e*, d'une introgression, il y aurait échange de gènes. Cet échange est possible, soit au travers de diaspores vagabondes soit par l'intermédiaire de grains polliniques. On peut envisager (hypothèse *e1*) que les gènes soient transportés par une dissémination pollinique anémophile (COOK, 1987), la zoochorie étant dans ce cas peu vraisemblable à cause des caractères des grains de pollen (voir plus haut) ou par des graines transportées par des oiseaux. Les vents au-dessus de l'Amérique du Centre et du Sud ont des trajets pouvant expliquer les relations entre les populations 43 et 44 + 45 (alizées continentalisées de juillet), mais ils sont très généralement orthogonaux au grand axe de la distribution géographique des *Tristicha* (DEMANGEOT, 1976). Cette hypothèse *e1* est peu vraisemblable. Une seconde (*e2*) consiste à penser que *Potamobryon* et *Heterotristicha* ont eu initialement une aire plus grande que l'aire actuelle, par exemple du Mexique au Sud du Massif guyanais pour le premier genre et de l'Uruguay au nord du bouclier brésilien pour le second, ou même respectivement du Mexique à la Chapada diamantina et de l'Uruguay à la Chaîne de la Magdalena, aire contractée lors d'événements climatiques. Le gradient phénétique observé correspondrait alors à un échange de gènes à relativement courte distance et la discontinuité des Bassins de l'Amazonie et de Parnaíba serait secondaire.

A l'issue de cette discussion nous voyons que deux hypothèses bien différentes restent en concurrence. L'ensemble des méthodes d'analyse employées ne permet pas de choix véritable :

« computer simulations and natural examples imply that clinal speciation is a plausible mechanism, but it is very difficult to distinguish between clinal speciation and secondary introgression ; hence an evaluation of the importance of this mode of speciation is not possible at present » (TEMPLETON, 1981). Dans le cas de la raciation qui est le nôtre, la même conclusion s'impose.

3. DEUXIÈME MÉTHODE D'ÉTUDE

Dans l'étude du chapitre précédent nous nous sommes limités aux populations américaines. Un travail semblable sur les populations africaines aboutit à la reconnaissance de trois formes fortes incluant respectivement les populations 2 + 5 + 7, 22 + 23 + 24 et 30 à 34 (numérotation de CUSSET & CUSSET, 1988a), reliées par des populations intermédiaires (Fig. 15). Il y a un parallélisme complet avec ce que nous venons de voir pour l'Amérique, bien que les Systématiciens n'aient pas explicitement reconnu au niveau spécifique la première forme forte, la deuxième (22 + 23 + 24) étant *Tristicha fontinaloides* Welw. et la troisième (30 à 34) *T. alternifolia* Willd. sensu stricto. En Afrique les discontinuités de l'aire actuelle sont importantes (carte 7 de CUSSET & CUSSET, 1988c) et le gradient géographique entre les formes marginales est moins net qu'en Amérique. Il existe cependant, sans aucun doute, en direction Nord-Ouest Sud-Est.

Attachons-nous maintenant à l'étude globale de *Tristicha trifaria* subsp. *trifaria* auquel appartiennent toutes ces populations selon la révision taxinomique la plus récente (CUSSET & CUSSET, 1988a), et notamment aux relations entre populations américaines et africano-malgaches.

Pour plus de clarté dans l'exposition, convenons de désigner par :

- A, la forme forte des populations 36 à 39 (*Potamobryon*)
- B, la forme forte des populations 51 à 53 (*Heterotristicha*)
- C, la forme forte des populations 2, 5 et 7
- D, la forme forte des populations 30 à 34 (*Tristicha alternifolia*)
- X, la forme intermédiaire des populations 43 à 45
- Y, la forme intermédiaire des populations 22 à 24 (*Tristicha fontinaloides*)

Les relations théoriquement possibles entre ces formes sont nombreuses (Fig. 16), impliquant de une à quatre formes ancestrales. Il est essentiel de remarquer que les ressemblances montrées par les études biomathématiques sont entre A et D d'une part, et B et C d'autre part. Cela élimine les possibilités traduites par les schémas 16 B, C, D, E, H, J, K, M et N. Il ne reste que 7 schémas à examiner. Le schéma 16 A fait appel à 4 taxons initiaux. On voit assez mal quelle serait leur origine, d'autant plus que les fortes ressemblances entre A et D (Amérique centrale — Sud Ouest africain et Mascareignes) impliquent un ancêtre commun à aire très vaste, une convergence ne semblant pas vraisemblable dans ce cas. Il en est de même pour le schéma 16 G.

Le schéma 16 O place le stock initial, ou du moins son représentant actuel, en position excentrée. Il est assez peu compatible avec les ressemblances croisées A et D, et B et C.

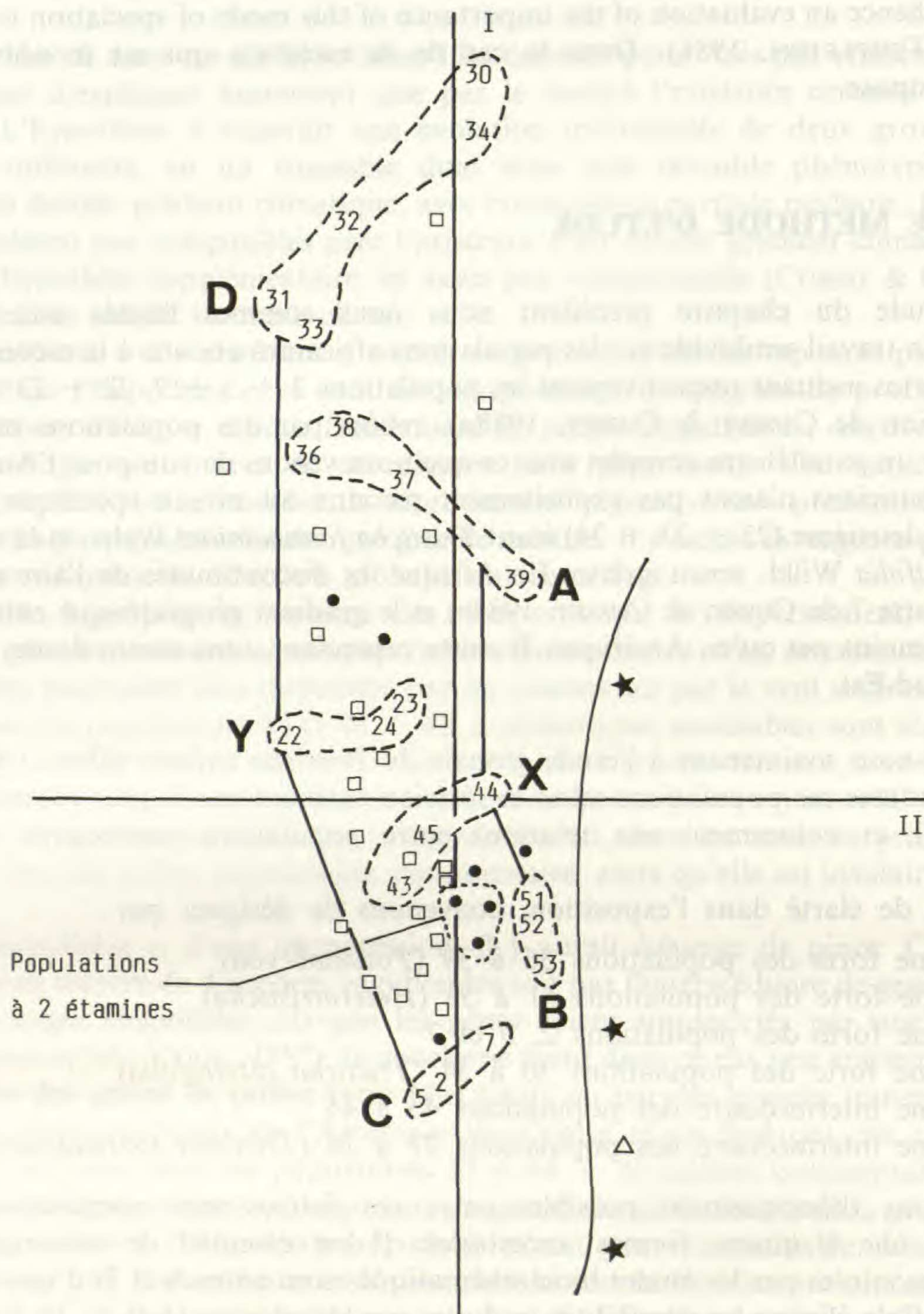


Fig. 15. — Analyse en composantes principales de l'ensemble des *Tristicha trifaria*. Les populations des formes fortes sont numérotées comme dans CUSSET & CUSSET (1988a). Les carrés désignent les populations intermédiaires africaines, les points noirs les populations intermédiaires américaines, les étoiles les populations de la sous-espèce *pulchella* et le triangle la population de la sous-espèce *tlatlayana*. A et B sont les formes fortes américaines, C et D les formes fortes africaines, X, la forme intermédiaire américaine et Y la forme intermédiaire africaine. Explications dans le texte.

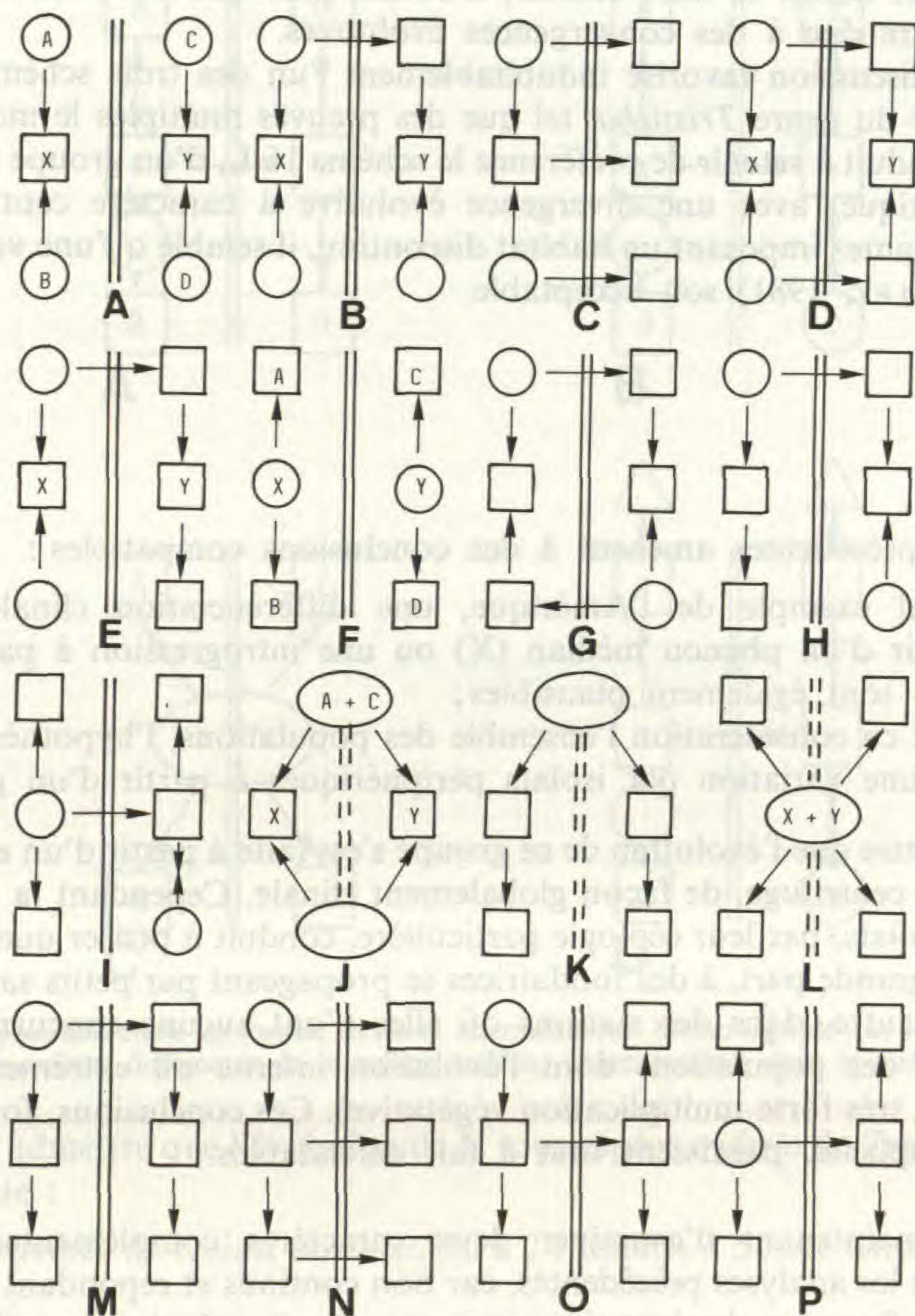


Fig. 16. — Relations possibles (théoriquement) entre les diverses formes fortes et intermédiaires. Les cercles indiquent les populations initiales, les carrés les populations dérivées, les traits verticaux doubles figurent la séparation atlantique. Commentaires dans le texte.

L'évolution aurait dû faire un retour sur elle-même, ce qui ne semble pas possible à l'intérieur d'un ensemble de faible rang taxinomique. Nous pensons pouvoir l'écarter. Les schémas 16 F, L et P sont assez voisins. Leur différence est le regroupement de X et Y en un seul taxon, antérieur à la séparation atlantique (16 L) ou non (16 P) ou le refus de ce regroupement (16 F). Dans ces schémas, on doit admettre que les ressemblances entre A et D et entre B et C, qui résulteraient de divergences évolutives indépendantes sont dues à leur origine à partir du même stock génétique.

Le schéma 16 I est le plus complexe de ceux envisagés ici. Il fait appel simultanément à une divergence évolutive sur un continent et à une introgression sur un autre. Le principe de

simplicité semblerait devoir le faire écarter, d'autant plus que la ressemblance croisée déjà indiquée devrait être due à des convergences évolutives.

Cette courte discussion favorise indubitablement l'un des trois schémas 16 F, 16 L ou 16 P. Le grand âge du genre *Tristicha*, tel que des preuves multiples le montrent (CUSSET & CUSSET, 1988b), conduit à retenir de préférence le schéma 16 L, d'un groupe initial à cheval sur le futur rift atlantique, avec une divergence évolutive à caractère centrifuge et graduel. L'écologie de ces plantes imposant un habitat discontinu, il semble qu'une variation par isolats périphériques (WILLEY, 1981) soit acceptable.

4. DISCUSSION

Les analyses précédentes amènent à des conclusions compatibles :

— sur le seul exemple de l'Amérique, une différenciation clinale plus ou moins discontinue à partir d'un phénon médian (X) ou une introgression à partir de 2 phénons extrêmes (A et B) sont également plausibles ;

— en prenant en considération l'ensemble des populations, l'hypothèse la plus vraisemblable est celle d'une variation par isolats périphériques à partir d'un groupe (X + Y).

On peut admettre que l'évolution de ce groupe s'est faite à partir d'un ensemble ancien (X + Y) en direction centrifuge, de façon globalement clinale. Cependant la distribution de ces plantes en petits isolats, par leur écologie particulière, conduit à penser que cette variation est due, pour sa plus grande part, à des fondatrices se propageant par petits sauts géographiques, d'un bassin à un autre, dans des stations où elles n'ont aucune concurrence, et créant de proche en proche des populations dont l'évolution interne est extrêmement lente (relatif isolement sexuel et très forte multiplication végétative). Ces conclusions, fondées en partie sur le principe de simplicité, paraissent tout à fait défendables.

Il convient maintenant d'examiner deux caractères complémentaires, non pris en considération dans les analyses précédentes, car non continus et répondant à la loi du tout ou rien : la présence d'une ou de deux étamines, et celle de stipules ramuliformes (CUSSET & CUSSET, 1988b) ou écailleuses.

Il ne fait aucun doute que la présence de deux étamines, alternant avec des tépales différents et non issues d'un seul primordium, est plus primitive que celle d'une seule. On rencontre 2 étamines dans les seules populations 46, 47 et 48, du Rio Tocantin au Brésil. Géographiquement elles sont proches de X, et en analyse multivariée elles se placent entre les formes B et X. Cette caractéristique est favorable au schéma 16 P, à condition de le modifier un peu (Fig. 17, A) et ne change pas fondamentalement les conclusions précédentes.

L'existence de ramuli dans certains *Tristicha trifaria*, comme dans l'espèce voisine *Indotristicha ramosissima*, du Deccan, est primitive. Dans *Tristicha*, elle caractérise les populations 31 à 34 de notre échantillon, c'est-à-dire qu'on ne la rencontre que dans la forme forte D. On est donc obligé d'attribuer aussi un caractère primitif à D. Ceci contraint à retenir un schéma (Fig. 17, B) qui s'éloigne notablement de celui que le principe de simplicité conduisait à accepter.

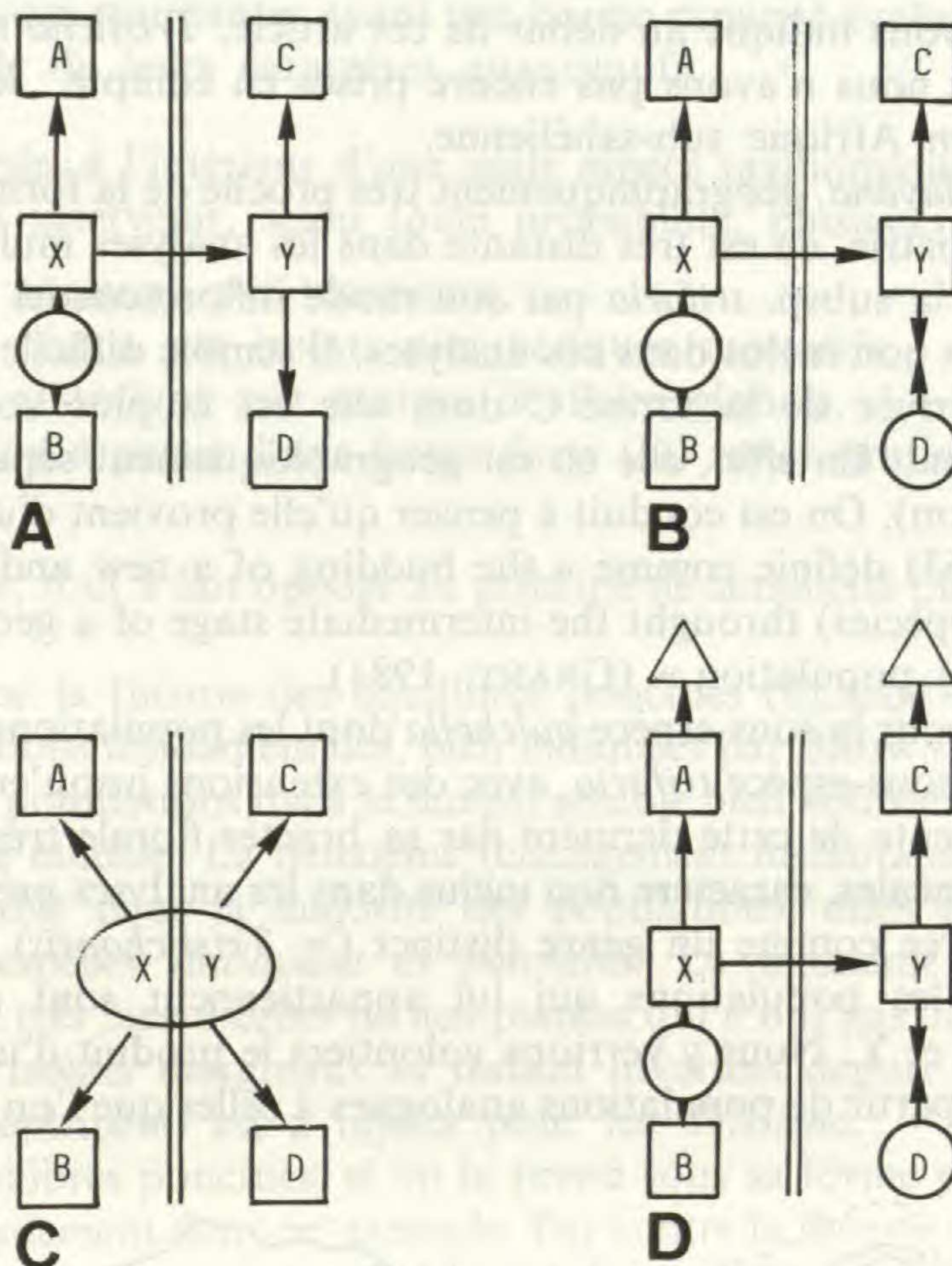


Fig. 17. — Relations possibles entre les formes fortes et intermédiaires. Même légende que la figure 16. Les triangles désignent les sous-espèces différentes de la subsp. *trifaria*. Commentaires dans le texte.

Nous devons admettre que l'évolution de la sous-espèce *trifaria* de *Tristicha trifaria* a suivi la marche suivante :

- dans la Province de Goiás, un *Tristicha* à 2 étamines a donné naissance à un ensemble de populations X ;
- en Amérique, divergence vers le Nord et vers le Sud, conduisant aux formes A et B ;
- en Afrique, à partir de Y dérivant de X dont il est plus voisin que du *Tristicha* à 2 étamines (Fig. 15), divergence vers le Nord amenant à la forme forte C ;
- en Afrique, au Sud-Est de l'Equateur, introgression entre la forme forte D et Y, la forme D très prédominante aux Mascareignes disparaissant progressivement en direction nord-ouest.

Cet enchaînement de processus nécessite un ancêtre commun à D et aux *Tristicha* à 2 étamines, ayant tous deux des caractères primitifs. La seule explication possible est celle d'un ancêtre commun, un *Prototristicha* hypothétique, ayant simultanément 2 étamines (ou 3) et des stipules ramuliformes et ayant subi une variation géographique par vicariance (CRACRAFT, 1980) à cause des barrières dues aux vicissitudes climatiques qui ont affecté l'Afrique en entraînant de nombreuses disparitions d'Angiospermes (RAVEN & AXELROD, 1974) et aux créations de l'Atlantique et du Canal du Mozambique.

Ainsi que nous l'avons indiqué au début de cet article, *Tristicha trifaria* comprend deux autres sous-espèces que nous n'avons pas encore prises en compte : les subsp. *tlatlayana* au Mexique et *pulchella* en Afrique sub-sahélienne.

La sous-espèce *tlatlayana*, géographiquement très proche de la forme forte A avec laquelle elle est presque en sympatrie, en est très distante dans les analyses multivariées (Fig. 15) et se distingue nettement de la subsp. *trifaria* par son mode inflorescentiel et par la forme de ses écailles foliaires, critères non inclus dans ces analyses. Il semble difficile d'admettre qu'elle soit phylogénétiquement dérivée de la forme C dont elle est la plus voisine pour les critères analysés quantitativement. En effet, elle en est géographiquement séparée par plus de 80° de latitude (près de 9.000 km). On est conduit à penser qu'elle provient d'une raciation quantique au sens de GRANT (1963) définie comme « the budding of a new and divergent (subspecies) from an ancestral (subspecies) through the intermediate stage of a geographically isolated or semi-isolated peripheral population » (GRANT, 1981).

Il en est de même pour la sous-espèce *pulchella* dont les populations bordent la limite nord de l'aire africaine de la sous-espèce *trifaria*, avec des extensions jusqu'en Ethiopie et le long du Nil. Elle est bien différente de cette dernière par sa bractée florale très allongée et nettement distincte des écailles raméales, caractère non inclus dans les analyses précédentes, suffisamment pour avoir été considérée comme un genre distinct (= *Tristichopsis*) par A. CHEVALIER. En analyses multivariées, les populations qui lui appartiennent sont à peu près également éloignées des formes C et Y. Nous y verrions volontiers le produit d'une variation quantique relativement récente, à partir de populations analogues à celles que l'on trouve actuellement au

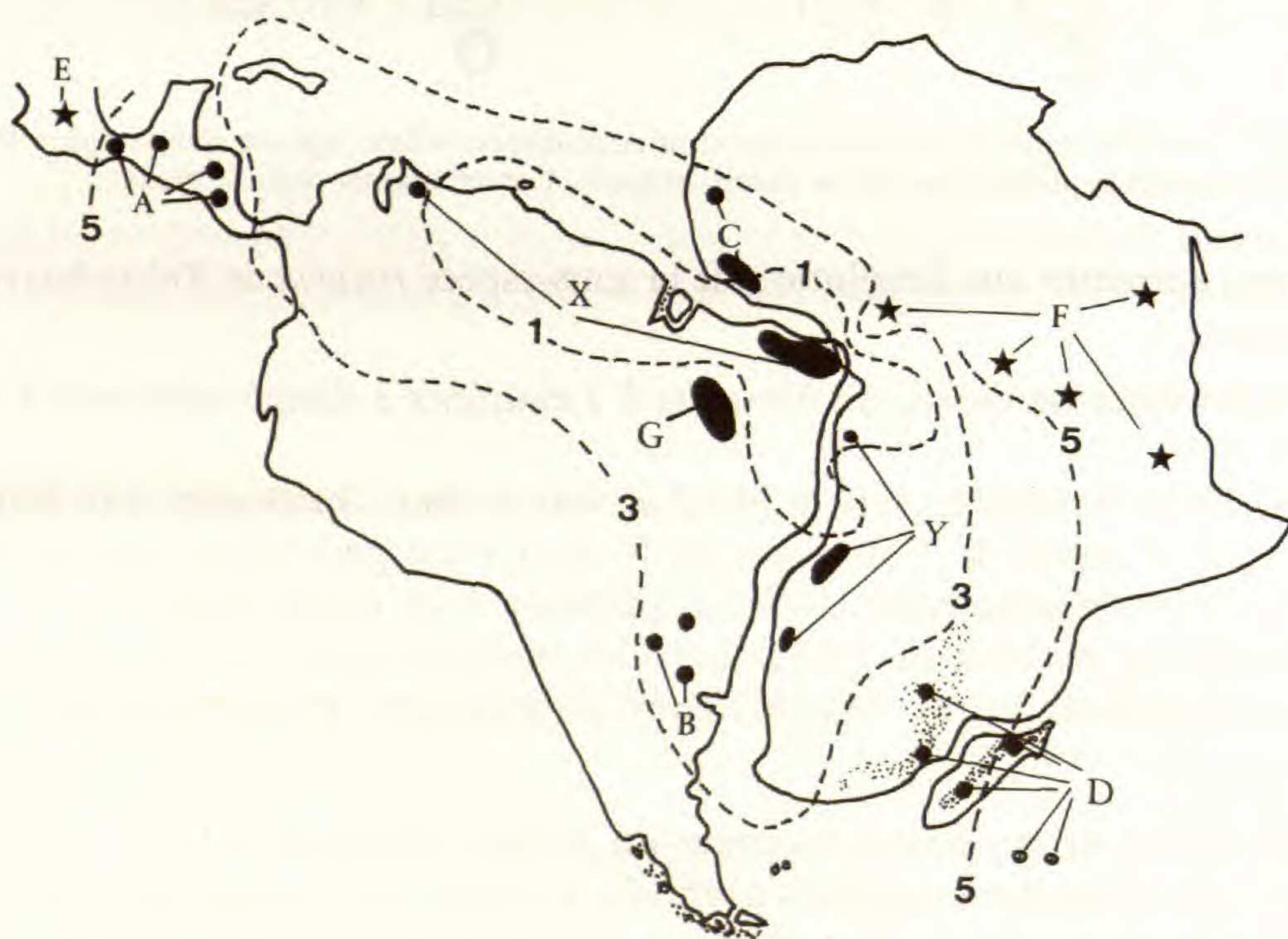


Fig. 18. — Schéma de synthèse de l'évolution de *Tristicha trifaria* : A et B, formes fortes américaines ; C et D, formes fortes africaines et malgaches ; X, forme intermédiaire américaine ; Y, forme intermédiaire africaine ; E, subsp. *tlatlayana* ; F, subsp. *pulchella* ; G, *Tristicha* à 2 étamines. Les tiretés indiquent la distance au barycentre dans l'hyper-espace en ACP (CUSSET & CUSSET, 1988c), les pointillés, la zone possible d'introggression. Commentaires dans le texte.

Cameroun, les populations résultantes ayant une bonne capacité évolutive comme le montre la variabilité assez grande de leurs caractères quantitatifs.

Dans ce qui précède, à l'intérieur d'une seule espèce taxinomique considérée dans toute son aire, nous voyons intervenir, selon toute probabilité, plusieurs mécanismes évolutifs :

- une évolution ancienne par vicariance,
- une évolution clinale par isolats périphériques successifs,
- une évolution quantique aux marges de l'aire globale,
- une introgression à partir d'une forme forte (D) restée pratiquement invariée depuis fort longtemps ,

en un schéma complexe, tout à fait opposé au principe de simplicité plus souvent invoqué que réellement prouvé.

En ce qui concerne la théorie des équilibres ponctués (ELREDGE & GOULD, 1972), elle repose sur quatre assertions fondamentales, bien indiquées par BROWN (1987) par exemple. La première (équilibre des populations dans le temps) semble bien vérifiée ici, en partie à cause de la bionomie de l'espèce étudiée. La deuxième (changement instantané par rapport au temps géologique) est discutable pour la majorité des populations, mais pourrait convenir pour l'apparition des sous-espèces *tlatlayana* et *pulchella*. La troisième (variation par isolats périphériques) convient très bien à celles de nos plantes qui n'ont pas de stipules ramuliformes, ces dernières étant en isolats marginaux et restant invariantes depuis des temps anciens. La quatrième (variation centripète) est à rejeter pour les *Tristicha*.

La théorie des équilibres ponctués, si on la prend sous sa forme pleine à 4 assertions, ne semble pas vérifiée globalement dans cet exemple. Par contre la théorie centrifuge telle qu'elle a été exposée en 1987 par BROWN : « a good old episodic evolution, probably mainly centrifugal in geographic orientation, based ultimately on centrifugal speciation » convient bien.

On doit souligner que l'établissement de cette opinion résulte de deux caractéristiques méthodologiques :

- étude sur l'aire entière de l'espèce et non étude régionale qui conduit à d'autres conclusions ;
- comparaison entre différentes méthodes d'analyse, et au sein de la même méthode, entre différents algorithmes, tous licites. Nous craignons devoir en conclure, comme d'autres et particulièrement les informaticiens statisticiens l'ont déjà indiqué, qu'une étude régionale appuyée sur quelques analyses même statistiquement opportunes, techniquement correctes et à résultats convergents ne fournit pas obligatoirement une vue convenable de la réalité, ou de ce que l'on peut prendre pour la réalité. Il y a là ample matière à discussion.

BIBLIOGRAPHIE CITÉE

- ANDERSON, E., 1949. — *Introgressive hybridization*. Wiley & Sons, New York, 109 p.
BENZÉCRI, J. P., 1973. — *L'analyse des données*. Dunod, Paris, 2 : 182-209.
BIROT, P., 1970. — *Les régions naturelles du globe*. Masson, Paris, 380 p.

- BROWN, W. L., 1987. — Punctuated equilibrium excused : the original examples fail to support it. *Biol. J. Linn. Soc.* 21 : 383-404.
- COOK, C. D. K., 1987. — Wind pollination in aquatic angiosperms. *Amer. J. Bot.* 74 : 719.
- CRACRAFT, J., 1975. — Historical biogeography and earth history : perspectives for future synthesis. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 62 : 227-250.
- CURRY-LINDHAL, K., 1980. — *Les oiseaux migrants à travers mer et terre*. Delachaux & Niestlé, Neuchâtel, 241 p.
- CUSSET, C. & CUSSET, G., 1988a. — Etudes sur les Podostemales. 9. Délimitations taxinomiques dans les Tristichacées. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4^e sér., 10, sect. B, *Adansonia*, n° 2 : 149-177.
- CUSSET, G. & CUSSET, C., 1988b. — Etudes sur les Podostemales. 10. Structures florales et végétatives des Tristichacées. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4^e sér., 10, sect. B, *Adansonia*, n° 2 : 179-218.
- CUSSET, G. & CUSSET, C., 1988c. — Etudes sur les Podostemopsida. 11. Répartition et évolution des Tristichacées. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4^e sér., 10, sect. B, *Adansonia*, n° 3 : 223-262.
- DEMANGEOT, J., 1976. — *Les espaces naturels tropicaux*. Masson, Paris, 190 p.
- DEVILLERS, C. & MAHÉ, J., 1980. — *Mécanismes de l'évolution animale*. Masson, Paris, 145 p.
- DIDAY, E., 1971. — La méthode des nuées dynamiques. *Rev. Stat. Appl.* 19 : 19-34.
- ELREDGE, N. & GOULD, S. J., 1972. — Punctuated equilibria : an alternative to phyletic gradualism. In : SCHOPF, J. J. M., éd., *Models in Paleobiology*, Freeman & Co., San Francisco : 82-115.
- FISCHER, A. C., 1979. — Bird migration. *Natn. Geogr. Mag.* 156 : 154-193, 1 carte dépliant.
- GRANT, V., 1963. — *The origins of adaptation*, Columbia Univ. Press, New York.
- GRANT, V., 1981. — *Plant speciation*. Columbia Univ. Press, New York, 563 p.
- JACCARD, P., 1908. — Nouvelles recherches sur la distribution florale. *Bull. Soc. Vaud. Sc. Exactes* 44 : 223-270.
- JOHNSON, I. M., 1949. — The botany of San Jose Island. *Sargentia* 8 : 1-298.
- LEGENDRE, P. & LEGENDRE, L., 1983. — Echantillonnage et traitement des données. In : FRONTIER, S., éd., *Stratégies d'échantillonnage en Ecologie*, Masson, Paris : 163-216.
- LIEBMANN, F., 1847. — Om Mexico Podostemoner. *Förhandl. Skand. Naturf. Copenhagen* 5 : 508-515.
- MAYR, E., 1982. — Speciation and macroevolution. *Evolution* 36 : 1119-1132.
- MERRIAM, G., 1984. — Connectivity : a fundamental ecological characteristic of landscape patterns. In : BRANDT, J. & AGGER, P., *Methodology in landscape research and planning, Proceed. 1st Semin. intern. Ass. Landscape Ecol.* : 5-15.
- RAVEN, P. H. & AXELROD, D. I., 1974. — Angiosperm biogeography and post continental movements. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 61 : 539-673.
- VAN ROYEN, P., 1953. — The Podostemaceae of the New World. *Acta Bot. Neerl.* 2 : 1-21.
- SNEATH, P. H. A. & SOKAL, R. R., 1973. — *Numerical taxonomy*. Freeman & Co., San Francisco, 573 p.
- TEMPLETON, A. R., 1981. — Mechanisms of speciation. A population genetic approach. *Annual Rec. Ecol. Syst.* 12 : 23-48.
- THORPE, R. S., 1985. — Clines : character number and the multivariate analysis of simple patterns of geographic variation. *Biol. J. Linn. Soc.* 26 : 201-214.
- TOBLER, S., 1953. — Podostemaceae uruguayenses. *Rev. Sudamer. Bot.* 10 : 103-105.
- WILEY, E. O., 1981. — *The theory and practice of phylogenetic systematics*, Wiley & Sons, New York, 439 p.